

# Chapitre 1. Une Méthode de Modélisation de l'Ecosystème Planctonique

## 1.1. Le concept de modélisation

Classiquement, la méthode appliquée par les biologistes et les naturalistes est la description des organismes et des systèmes. Après une série d'observations judicieuses, on décrit les organismes et leur comportement, les résultats d'une expérience ou la distribution des organismes après un éventuel filtrage statistique. Une autre voie d'approche est la méthode scientifique de critique rationaliste à savoir: (i) la formulation d'hypothèses d'une telle manière qu'elles peuvent être désapprouvées si elles sont fausses et (ii) l'expérimentation adéquate pour réfuter ces hypothèses.

Dès que l'on approche les systèmes marins naturels et l'écosystème planctonique océanique en particulier, les échelles d'espace et de temps associées aux processus sont tellement diverses et ceux-ci sont tellement complexes que la modélisation s'est avérée un outil complémentaire indispensable (*e.g.* Nihoul, 1975). Un modèle mathématique est une formulation graphique, symbolique ou numérique d'une série d'hypothèses établies de telle façon qu'elles puissent être traitées par des opérations mathématiques. Par sa définition et son mode d'élaboration, la modélisation mathématique est autant un mode stimulant d'une recherche méthodologique que l'instrument servant à fournir des conclusions quantitativement très fermes.

Les écosystèmes planctoniques marins sont soumis à des contraintes internes et externes au système. Celles-ci vont agir au niveau des processus écophysio-logiques, biochimiques et comportementaux des organismes. L'intégration de ces lois sous forme de système d'équations différentielles aboutit à des modèles permettant la simulation mathématique et la reproduction sur ordinateur du comportement global de l'écosystème. Les écosystèmes sont également et surtout contrôlés par les contraintes hydrodynamiques. Leur approche se fera grâce à des modèles couplés physique/biologie.

La modélisation des écosystèmes marins est une méthode scientifique qui s'est développée selon deux approches ou "philosophies" différentes, stochastique ou déterministe.

Les modèles stochastiques sont basés sur une utilisation statistique des données associée à une marge d'erreur. Les régressions linéaires, exponentielles, etc., en sont des exemples. Cette façon de faire est celle des naturalistes de terrain habitués à l'acquisition et au traitement de longues séries de données.

Les modèles déterministes sont basés sur la connaissance préalable des processus qui gouvernent l'écosystème. Ce type de modélisation se base sur des études faites sur des processus isolés. Cette dernière approche, utilisée dans notre modèle d'écosystème planctonique, est la plus attrayante pour les écophysio-logistes car elle utilise comme équations de base les lois fondamentales de la biologie déduites de l'expérimentation.

Pour rappel historique, Fleming en 1939 fut le premier à modéliser le changement annuel du phytoplancton de la Manche. Le changement de la biomasse phytoplanctonique par unité

de temps ( $dP/dt$ ) dépend de la concentration du phytoplancton ( $P$ ), exprimée en unité de masse par unité de volume d'eau, d'un taux constant de croissance ( $a$ ) ainsi que d'un taux d'ingestion par le zooplancton composé d'une valeur initiale ( $i$ ) et d'un taux arbitraire de croissance ( $ct$ ):

$$\frac{dP}{dt} = P [a - (i + ct)]$$

11

Le terme de taux spécifique d'un processus ou *specific rate* (taux de production, taux d'ingestion, taux de croissance) est d'usage généralisé en modélisation planctonique (Kremer et Nixon, 1978; Jamart *et al.*, 1979; Andersen et Nival, 1988; Platt *et al.* 1981). Il exprime le changement de l'unité de biomasse de la variable, par unité de temps, à cause du processus considéré. Ses unités sont sous la forme: [ $t^{-1}$ ].

L'équation précédente est basée sur la formulation de Lottka (1924) et Volterra (1926) ("*birth and death process*") où la variation du nombre d'individus ( $N$ ) de la population est fonction d'un terme de croissance ( $b$ ) et un terme de mortalité ( $d$ ):

$$\frac{dN}{dt} = N (b - d)$$

12

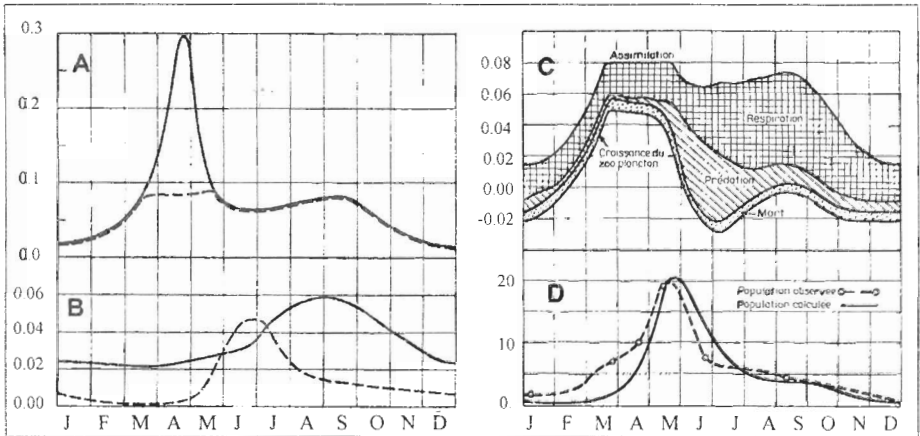


Fig. 1.1. Simulation de la variation des processus et de la biomasse zooplanctoniques au cours de l'année. (A) Taux d'ingestion  $i^Z$  (trait continu) et taux d'assimilation  $a^Z$  (tirets). (B) Taux respiratoire  $r^Z$  (ligne continue) et taux de perte par prédation  $i^{CAR}$  (ligne en tirets). (C) Somme des différents taux et variation du taux de croissance qui en résulte. (D) Comparaison entre les variations de biomasse observées et calculées. Les taux métaboliques journaliers sont exprimés en [ $t^{-1}$ ]. Les biomasses sont exprimées en poids sec [ $mg PS m^{-3}$ ]. D'après Riley (1947).

Riley, Stommel et Bumpus (1949) introduisent un terme  $a_1$  de changement du taux de croissance du phytoplancton:

$$\frac{dP}{dt} = P [a + a_1 t - b (i + ct)]$$

13

Riley (1947) développe une équation pour le phytoplancton et le zooplancton herbivore basée sur l'étude des processus et appliquée aux eaux du Banc Georges au large du Cap Cod

(Côte Atlantique des Etats Unis). Le taux net de variation de l'unité de biomasse (entre crochets) inclut l'estimation de la croissance balancée par les pertes dues à la respiration et l'ingestion. La croissance est une fonction de l'éclairement ( $E$ ) et d'une limitation par les nutriments ( $\text{lim } N$ ) et par la turbulence ( $\nu$ ):

$$\frac{dP}{dt} = P \left[ (p E) (\text{lim } N) (1 - \nu) - R_0 e^{rT} - iZ \right] \quad 1.4$$

où  $p$  est le taux de photosynthèse.  $R_0 e^{rT}$  est le taux de respiration, fonction de la température  $T$ . La variable  $Z$  représente la biomasse zooplanctonique et  $i$  est le taux d'ingestion. Les taux de ces processus sont toujours exprimés par unité de temps.

Riley introduit la même équation pour le zooplancton:

$$\frac{dZ}{dt} = Z (i^Z - r^Z - f^Z - m^Z) \quad 1.5$$

où  $r$ ,  $f$  et  $m$  représentent respectivement les taux de respiration, d'éjection de pelotes fécales et de mortalité. Si certaines des prémisses de Riley ne sont plus complètement acceptées aujourd'hui, notamment l'absence des réseaux microbiens, la filtration automatique continue des copépodes herbivores et la nutrition superflue qui tronque, de fin mars à fin mai, la courbe d'assimilation (fig. 1.1), ce modèle, dans son ensemble, était assez proche des faits, puisque la croissance du zooplancton qui s'en déduit reflète assez bien la réalité.

Les premiers modèles où deux variables sont couplées apparaissent dans les années 1970. Ce sont les modèles de dynamique de population pour lesquelles les solutions numériques pouvaient être calculées sans l'aide d'ordinateur si les coefficients restaient simples:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 (b_1 - d_1 N_2) \quad \text{proie} \quad 1.6$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 (b_2 N_1 - d_2) \quad \text{prédateurs} \quad 1.7$$

Un progrès décisif dans la formulation de ces modèles consiste à déterminer expérimentalement le comportement des variables biologiques du système, leurs interactions et l'intervention des facteurs de contrôle. Il s'agit de sélectionner les processus planctoniques de base (production, consommation, excrétion, etc.), déterminer leur taux maximum pour un écosystème donné, établir leur limitation par la physique (éclairage, température, turbulence, etc.) et la biologie (autres processus) et définir les relations sous forme de fonctions.

La biologie peut donc être simulée par des modèles qui décrivent, par des équations différentielles ordinaires, l'évolution des concentrations dans un environnement homogène. Avec le développement des ordinateurs et de nouvelles méthodes de calcul numérique apparaissent les premiers modèles compartimentaux d'écosystème de la couche de mélange qui ont été largement utilisés en écologie marine (e.g. Steele, 1958; Kremer et Nixon, 1978). Le modèle d'Andersen et Nival (1988) est un cas d'école et leur publication expose de manière structurée les étapes de la croissance de l'écosystème planctonique des couches de surface en Méditerranée. La tendance actuelle est de rendre les modèles suffisamment

réalistes pour représenter les concepts écologiques nouveaux établis durant les dernières années et pour tenir compte de l'essentiel des composants de l'écosystème et du flux de matière entre ces composants (Pace *et al.*, 1984; Fasham, *et al.*, 1983; Parsons et Kessler, 1987; Andersen, Nival et Harris, 1987; Andersen et Rassoulzadegan, 1991; Moloney et Field, 1991). Ce type de modèle à compartiments est appliqué à l'étude de l'écosystème du Golfe de Calvi en Corse (Hecq *et al.*, en préparation) et à l'herbier de Posidonies en particulier (El Khalay *et al.*, 1999). Cette méthode a été appliquée également à l'études des niveaux trophiques supérieurs de l'écosystème marin (Veeschens et Hecq, 1996).

Ces modèles à compartiments supposent que la colonne d'eau est biologiquement homogène, c'est-à-dire qu'ils supposent que le mélange vertical est rapide en comparaison avec le taux de croissance des organismes. Si cette hypothèse de travail est robuste dans certains cas (Fasham *et al.*, 1990), elle ne s'applique pas aux régions océaniques où la couche de mélange est très profonde en hiver (Robinson *et al.*, 1979). Elle ne s'applique pas non plus à l'écosystème planctonique méditerranéen en été (Goffart, Hecq et Prieur, 1995), où le vent est si faible que les processus de mélange dans la couche de surface sont moins important que les processus biologiques de croissance. De même, en mers polaires, dans la zone marginale des glaces, la couche de surface de très faible épaisseur et fortement stratifiée isole verticalement des communautés planctoniques (Hecq *et al.*, 1999).

L'utilisation d'une modélisation où la biologie est couplée avec la physique s'est avérée nécessaire pour comprendre la distribution de l'écosystème planctonique dans le temps et l'espace. Le développement des modèles couplés a pris une extension considérable depuis les années 1970 à l'époque du Programme National Belge sur le Modèle Mathématique de la Mer du Nord dont J.C.J. Nihoul fut l'initiateur et qui fit école au niveau international (e.g. Nihoul, 1975; Jamart *et al.*, 1977; 1979; Nihoul et Hecq, 1984; Walsh, 1988; Delhez *et al.*, 1993; Hecq *et al.*, 1993; Lacroix et Nival, 1998; Grégoire *et al.*, 1998).

Les modèles hydrodynamiques développés au sein du GHER incluent le transport et la diffusion dans les 3 dimensions de l'espace et décrivent par des équations aux dérivées partielles, la distribution spatiale et l'évolution temporelle des champs des variables d'état déterminés en chaque point de la grille. Le développement des modèles hydrodynamiques a été stimulé par leur application directe en ingénierie marine (e.g. Nihoul, 1975). Ces modèles hydrodynamiques sont caractérisés par l'absence d'un contrôle significatif des phénomènes hydrodynamiques par les processus chimiques et biologiques.

L'originalité de cette école du GHER est de développer des modèles de transport-dispersion actifs où les variables écologiques sont donc gouvernées par des équations similaires à celles des équations de l'hydrodynamique. C'est à cette école, à sa méthodologie et son langage (Nihoul, 1989) que nous ferons référence dans le présent propos.

La méthodologie du GHER fait appel à des modèles métagnostiques qui mettent l'accent sur la fidélité dans l'espace physique et à des modèles diagnostiques qui insistent sur la justesse dans l'espace d'état. Les modèles métagnostiques tiennent compte des champs physiques réels (profondeurs, contour des côtes, forçages atmosphériques, etc.). Leur but est de prévoir les conséquences d'un événement particulier et de fournir des prévisions qui pourront aider lors de la planification d'un aménagement par exemple. Ces modèles doivent être efficaces mais ne nécessitent pas de fournir tous les détails sur leur schéma de

paramétrisation. Les modèles diagnostiques, tels que celui que nous avons développé pour l'étude du milieu planctonique, sont construits au contraire dans le but d'étudier en détail des variables d'état spécifiques et des processus particuliers, et d'approcher toute une série de questions fondamentales. Parfois extrêmement raffinés dans leurs représentations des processus, ils peuvent contenir des approximations du monde physique (profondeur constante, côtes rectilignes, océan infini, fronts stationnaires à 2D, surface de la mer rigide).

## 1.2. La stratégie de modélisation de l'écosystème planctonique

L'adoption d'une méthode de modélisation de l'écosystème planctonique résulte essentiellement du propos et des objectifs à atteindre. Selon ceux ci, le modélisateur doit choisir les variables d'état et les processus qui les relie ainsi que la paramétrisation des interactions, les conditions aux limites, et les schémas numériques à utiliser. Il doit également déterminer l'envergure du modèle à utiliser.

La construction d'un modèle passe par un nombre de règles essentielles à son développement. La plupart de ces règles sont communes aux différentes philosophies de modélisation. Cependant chaque école adopte une méthodologie spécifique respectant ses propres concepts. La stratégie du GHER (Nihoul, 1989) permet un développement et une utilisation progressive du modèle dont la qualité et les performances dépendront du nombre d'étapes accomplies. De manière à s'adapter aux contingences pratiques de la modélisation de l'écosystème planctonique, la stratégie respectera les étapes suivantes (fig. 1.2):

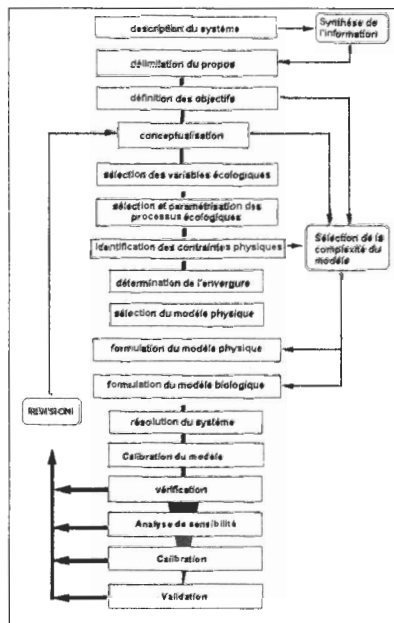


Fig. 1.2. Les étapes de la modélisation utilisées dans ce travail.

### **1.2.1. La description du système**

Cette étape consiste à recenser les informations, les composants et les contraintes de l'écosystème planctonique. Elle fait appel aux techniques de l'océanographie descriptive concernant l'acquisition, la compilation et le traitement d'informations actuelles et historiques. La description de l'écosystème planctonique va permettre de circonscrire le propos du modèle et d'en définir les objectifs. Elle se base en partie sur l'étude comparative des résultats expérimentaux acquis lors de missions océanographiques sur l'écosystème planctonique de divers océans caractérisés par des contraintes environnementales spécifiques: (i) un système oligotrophe typique, la Méditerranée avec le cas du cas Front Liguro-Provençal au large de Calvi et en Mer d'Alboran et le cas paradoxal des eaux oligotrophes du Golfe de Calvi; (ii) un système dominé par les glaces: les océans polaires et l'Océan Austral en particulier; (iii) un système mésotrophe à eutrophe: la Mer du Nord et le proche Atlantique Nord.

### **1.2.2. La délimitation du propos**

Le propos de notre modèle est la structure verticale de l'écosystème planctonique océanique et sa variabilité en relation avec les contraintes physiques de la colonne d'eau.

La tendance actuelle des modèles nécessite une délimitation précise du propos en assignant un cadre précis à la modélisation projetée et en limitant le domaine couvert par le modèle à un nombre restreint de processus, sans prétendre reconstituer l'intégralité de l'écosystème. Cette étape consiste à fixer l'objet et l'ancrage du modèle. Elle est le lieu de l'approche multidisciplinaire de l'écosystème planctonique. Elle nécessite le dialogue entre expérimentateurs, modélisateurs et décideurs.

### **1.2.3. La définition des objectifs**

L'objectif du présent modèle est une étude théorique scientifique permettant de simuler des concepts et des hypothèses concernant la variabilité de la structure verticale de l'écosystème planctonique océanique et de tester l'impact de contraintes physiques et biologiques spécifiques.

L'objectif de l'étude doit aussi être assigné de manière précise. Il peut être une expertise, un travail préparant à une décision urgente, une étude théorique scientifique, etc. Ceci influencera le choix d'une modélisation stochastique ou déterministe et une modélisation diagnostique ou métagnostique. Cet objectif assigné au modèle en gouvernera naturellement la structure. Seuls les phénomènes importants seront pris en compte. Les autres aspects seront temporairement négligés, intégrés dans des résidus aléatoires ou couverts par des variables externes.

De l'objectif dépendra le type de modélisation. L'halieutique, l'écologie macrozooplanctonique et la culture des macrocrustacés feront appel aux modèles de dynamique de population, alors que l'eutrophication et la production primaire demanderont l'utilisation des modèles de flux biogéochimiques. La complexification se fera par étape. Ainsi dans un bassin d'élevage, on peut considérer l'apport de nourriture phytoplanctonique comme une variable externe, dans un premier temps et modéliser séparément la production primaire par la suite.

### 1.2.4. La sélection des variables écologiques du modèle

Les variables d'état du modèle mathématique décrivent l'état du système en chaque point et à chaque instant. Ces variables interagissent de manière non linéaire et sont dépendantes des autres variables d'état qui agissent comme variables de contrôle. Elles dépendent également de variables de contrôle externes qui ne sont pas décrites par le modèle. Ces dernières sont imposées par des données expérimentales (température, vent, couverture nuageuse) ou des équations de type astronomique (éclairage, longueur du jour).

Le nombre de variables écologiques introduites dans un modèle doit être suffisamment grand pour décrire le comportement de l'écosystème de façon adéquate (compte tenu du propos et de l'objectif). Le choix dépend de la complexité du modèle et concerne:

- (a) les concentrations en macronutriments (nitrates, nitrites, ammonium, phosphates, silicates...) et en micronutriments (Fer, etc.)
- (b) les biomasses phytoplanctoniques (3 à 5 variables)
- (c) les biomasses zooplanctoniques (3 à 5 variables)
- (d) les biomasses bactériennes et les virus
- (e) les biomasses d'éléments plus évolués de la chaîne trophique.
- (f) les matières organiques particulaire et dissoute.

D'autres variables peuvent entrer en ligne de compte telles que la concentration en constituants chimiques (les polluants) ou certains composants du benthos.

Le nombre maximum de variables doit être suffisamment réduit pour que les équations d'évolution soient accessibles à l'analyse. Ce nombre est limité par les besoins de la calibration, du temps de calcul et de la représentation et l'interprétation des résultats (Nihoul, 1989). Le choix du nombre de variables est chaque fois un cas particulier. On peut voir par exemple que la modélisation de la production primaire en réponse aux variations de nutriments offre une variété d'analyses de plus en plus fines (azote inorganique: ammonium, nitrates, nitrites; compartiments intra et extracellulaires). Idéalement, on sélectionnera les variables planctoniques sur base de critères taxinomiques ou fonctionnels plutôt que sur base de critères trophiques au sens large (Longhurst, 1989) de manière à augmenter leur réalisme.

Les valeurs des variables sont connues au temps  $t = 0$  et aux frontières du système et portent respectivement le nom de conditions initiales et de conditions aux limites.

A chaque variable est associée une amplitude (ordre de grandeur) ( $y_c$ ), un temps ( $t_c$ ) et une longueur caractéristique ( $l_c$ ). Ces grandeurs sont utilisées pour estimer les variations de la variable dans le temps et dans l'espace:

$$\frac{\partial y}{\partial t} \approx \frac{y_c}{t_c} \quad \text{et} \quad \frac{\partial y}{\partial l} \approx \frac{y_c}{l_c} \quad 1.8$$

Elles permettent de déterminer la fréquence ( $\omega_c = t_c^{-1}$ ) et le nombre d'onde, caractéristiques ( $k_c = l_c^{-1}$ ) de la variable.

### 1.2.5. La conceptualisation du modèle écologique

Cette étape consiste à créer le diagramme ou modèle conceptuel de l'écosystème planctonique. Il présente les informations concernant les variables d'état, les variables externes et les processus reliant ces variables. De nombreux modèles s'arrêtent à ce stade faute de formulation mathématique des processus. Sous cette forme, ils peuvent cependant être utilisés pour illustrer quantitativement les relations entre les variables. Ils ont le mérite d'attirer l'attention sur la non-linéarité des processus écologiques.

### 1.2.6. La sélection et la paramétrisation des processus élémentaires et le choix des sous-modèles écologiques

Cette étape est indissociable du choix des variables. Elle consiste à sélectionner dans l'écosystème des processus élémentaires qui seront pris en compte. L'élaboration des concepts repose sur une connaissance solide et concrète des mécanismes du système. La formulation mathématique est tributaire d'une bonne conceptualisation écophysiological. A l'inverse, le cadre étroit et formel des modèles mathématiques est, par ses exigences même, fructueux pour l'expression des concepts écophysiologicals.

Il s'agit cependant de prendre garde à deux tentations contradictoires dans les modèles d'écosystème planctonique: (i) Le découpage analytique en un trop grand nombre de mécanismes (modèles diagnostiques); il est parfois préférable de s'arrêter à un certain nombre de boîtes noires. (ii) L'approche trop synthétique conduira à une simplification abusive (modèles métagnostiques); trop de boîtes noires peuvent faire négliger par exemple les processus de régulation. Il faut donc se maintenir au bon compromis.

Les processus biologiques, chimiques et physiques dans l'écosystème sont représentés dans le modèle au moyen d'équations mathématiques. Elles représentent les relations entre variables d'état et variables de contrôle.

Il y a lieu de rappeler ici les définitions importantes, d'usage généralisé en écologie planctonique, applicables à tous les processus biologiques et que nous adopterons dans les modèles développés.

La variable  $B$  s'exprime en biomasse c'est-à-dire en concentration ou masse par unité de volume [ $\text{kg m}^{-3}$ ]. Le processus  $p$  est le changement de concentration de la variable intervenu, par unité de temps, dans l'unité de volume à cause de ce processus. Par exemple, la production primaire brute s'exprime en [ $\text{kg m}^{-3} \text{s}^{-1}$ ]. Le taux du processus  $p^B$  est le changement de biomasse intervenu dans l'unité de biomasse par unité de temps. Il s'exprime en [ $\text{s}^{-1}$ ]. Pour rappel:

$$p = p^B B$$

1.9

Ce sont ces processus exprimés en systèmes d'unités classiques qui doivent être introduits dans les modèles. Il s'agit là d'une des difficultés majeures de la modélisation interdisciplinaire. Le choix des unités a été longtemps et reste lié au souci des chercheurs d'exprimer les biomasses et les flux dans des unités les plus proches de la mesure expérimentale. Cependant en modélisation, l'expression des flux de matière entre



compartiments nécessite des unités, sinon identiques, du moins transformables l'une en l'autre grâce à l'utilisation de coefficients réalistes.

On trouve par exemple, dans la littérature, la production primaire exprimée en  $[\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ j}^{-1}]$ , en  $[\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}]$  ou en  $[\mu\text{mol N m}^{-3} \text{ j}^{-1}]$ . On définira un système d'unités de compte (i.e. C, N, chl *a*, etc.), éventuellement non classique mais dont le rapport aux systèmes classiques sera indiqué.

Une fois ceux-ci choisis, on évitera tout changement sous peine d'introduire des coefficients correctifs dans les équations.

Prenons l'exemple du taux de production primaire  $p_{\text{exp}}^B$  estimé à partir de mesures expérimentales de la quantité de carbone  $^{14}\text{C}$  assimilé pendant une heure par une quantité donnée de phytoplancton, mesurée par sa teneur en chlorophylle *a*. Pour l'observateur, il peut être commode, de l'exprimer en  $[\text{mg C (mg chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}]$  mais pour introduire ce terme dans le modèle il faudra convertir la chlorophylle *a* en carbone en utilisant le rapport C:chl *a* (*cchla*) mesuré pour ce phytoplancton.

On aura  $p^B$  exprimé en  $[\text{s}^{-1}]$ :

$$p^B = 2.7 \cdot 10^{-4} p_{\text{exp}}^B \text{ cchla} \quad 1.10$$

Ce type de conversion nécessite la connaissance des équivalences entre unités. Ainsi, les valeurs des rapports C:N, C:chl *a*, O<sub>2</sub> dégagé:CO<sub>2</sub> consommé, etc., devront être déterminées.

Dans le modèle, les variables de contrôle agissent sur les processus biologiques via des fonctions de contrôle. Ces dernières sont importantes car elles vont moduler le système.

Ces fonctions représentent le taux des processus planctoniques de base  $p^B$  (production, consommation, excrétion, etc.), en fonction de la valeur maximum  $p_{\text{max}}^B$  de ce taux pour un écosystème donné, et de la limitation par les variables de contrôle ( $N_1, N_2, \dots$ ). Pour chaque processus, on établit une relation sous la forme:

$$p^B = p_{\text{max}}^B \text{ lim}(N_1, N_2, \dots) \quad 1.11$$

Le terme  $\text{lim}(N_1, N_2, \dots)$  est le produit de fonction simple de type Michaelis-Menten, tangente hyperbolique, etc., reliant le processus et une variable de contrôle. Sa valeur est comprise entre 0 et 1. C'est par cette fonction  $\text{lim}(N_1, N_2, \dots)$  que les variables externes et les autres variables d'état vont influencer l'équation du processus. Des fonctions de ce type sont utilisées couramment par les expérimentateurs qui mesurent, en laboratoire, la variation d'une variable en fonction de l'intensité ou la concentration d'une autre variable. Les principales fonctions employées sont linéaires, exponentielles ou hyperboliques. Par exemple pour l'azote :

$$\text{lim } N = \frac{N}{ks + N} \quad 1.12$$

Pour certains processus, les fonctions de contrôle des processus peuvent également s'exprimer par le produit de la variable par un coefficient constant ou par le produit de deux variables.

Le même type de processus peut être trouvé dans plusieurs écosystèmes, ce qui implique la possibilité d'utiliser la même équation dans plusieurs modèles. D'autre part, le même processus peut avoir plusieurs équations à la fois parce que ce processus est trop complexe pour être compris dans son entièreté ou parce que les circonstances appellent à des simplifications.

La représentation mathématique des processus contient des coefficients ou paramètres. Ils peuvent être considérés constants dans une part d'écosystème donné. Dans les modèles déterministes, les paramètres auront une définition scientifique (taux de production maximum du phytoplancton, etc.). De nombreux paramètres ne sont connus que dans certaines limites mais peuvent être déduits de la littérature. Il faudra calibrer les modèles en choisissant les valeurs des paramètres les plus adéquates.

Les mesures ne donnent de bonnes représentations des processus que dans le cas où elles sont effectuées avec un temps caractéristique de même ordre que celui de la fenêtre spectrale du modèle. Les paramètres utilisés dans les modèles de flux biogéochimiques proviennent souvent d'estimations *in vitro* et sont rarement déterminés dans des conditions *in situ*. L'emploi de paramètres, déterminés lors d'expérimentation en chémostat où les conditions initiales sont proches du milieu naturel et réajustées en permanence, est à privilégier. C'est tout particulièrement vrai pour les modèles de dynamiques des niveaux trophiques élevés où les cultures et les élevages doivent être prolongés sur de longues périodes. Enfin, les paramètres des processus sont généralement déduits de l'expérimentation sur une espèce alors que les modèles nécessitent des valeurs agrégées.

### **1.2.7. L'identification des contraintes physiques sur l'écosystème planctonique et la sélection des variables physiques**

Les contraintes physiques interviennent à toutes les échelles. La lumière et la température imposent une séquence temporelle d'événements planctoniques.

A cette succession dans le temps peut se superposer une succession dans l'espace en relation avec les mécanismes de diffusion verticale et de transport horizontal. Cet étalement spatial génère l'hétérogénéité spatiale de l'écosystème planctonique. Il y aura lieu d'identifier ces contraintes et leur mode d'action sur l'écosystème.

Pour les modèles physiques, les variables d'état sont les trois composantes de la vitesse, la pression, la poussée, l'énergie cinétique turbulente, le taux de dissipation de l'énergie turbulente ou la longueur de mélange et, selon la portée du modèle, la température, la salinité et la turbidité (ou la concentration en particules en suspension).

Le modèle peut calculer en outre un certain nombre de variables auxiliaires associées telles que la tension de fond ou le coefficient de diffusion turbulent.

Ces variables physiques peuvent aisément être étendues pour inclure les concentrations de constituants passifs qui sont simplement transportés par la mer ou semi-passifs qui, lors de

leur transport, peuvent être produits ou détruits par des réactions locales dépendant de leur concentration uniquement.

### 1.2.8. La détermination des dimensions du modèle

Les dimensions du modèle, dépendent du choix et du nombre de variables et des échelles spatiotemporelles qui leurs sont propres.

Les modèles actuels d'écosystème planctonique couplés avec la physique tiennent réellement compte de l'advection et de la turbulence, variant de manière continue dans l'espace et dans le temps, pour suivre l'évolution spatiotemporelle de fonctions de type  $\varphi(x,y,z,t)$ . Les modèles tridimensionnels (3D) et leurs simplifications (0D, 1D, 2D et 2D+1) sont les plus adaptés au système planctonique.

Les modèles 3D vrais font l'objet de développements actuels au GHER (*e.g.* Beckers, 1991; Delhez *et al.*, 1993; Grégoire *et al.*, 1998). Pour la partie biologique, des difficultés subsistent en raison du découplage dimensionnel entre les échelles verticales et horizontales. Ces modèles sont encore en plein développement en partie à cause de leur complexité (de nombreuses équations aux dérivées partielles couplées) et en partie à cause du manque de données biologiques et chimiques utilisables pour la calibration à 3 dimensions ou pour la détermination de conditions aux limites appropriées. Pour ces raisons, certains auteurs utilisent une modélisation 2D horizontale avec 2 (dans le cas d'une thermocline) ou 3 strates horizontales au maximum (Jorgensen, 1988; Tett, 1981; Tett *et al.*, 1986).

Dans la mesure du possible, il est recommandé de réduire l'ampleur du modèle en considérant des moyennes dans le temps ou dans l'espace.

Dans le cas de la modélisation de la production planctonique dans la couche de surface, les gradients horizontaux des variables physiques et biologiques sont environ mille fois plus faibles que les gradients verticaux et on peut supposer une homogénéité horizontale. Cette modélisation 1D verticale permet de décrire très correctement les processus d'échange avec l'atmosphère, la production primaire, la structuration verticale de la colonne d'eau et les processus de sédimentation. (*e.g.* Jamart *et al.*, 1977, 1979; Hecq *et al.*, 1993; Lacroix, 1998; Lacroix et Nival, 1998). La maille verticale est de 2 à 4 m.

Dans les cas précédents, les modèles se ramènent à un ensemble d'équations aux dérivées partielles (modèles 1D, 2D, 3D).

On citera également l'application de modèles stationnaires sans dépendance du temps ou de modèles intégrés sur la profondeur dans le cas d'une mer continentale peu profonde.

Dans le cas extrême, lorsque l'hétérogénéité spatiale peut être négligée, soit qu'elle soit faible, soit qu'un brassage intense assure une redistribution rapide, la modélisation peut être réduite à un système 0 D où la seule dimension est le temps et où on néglige les contraintes hydrodynamiques. Dans ce cas, le modèle se réduira à un système d'équations différentielles ordinaires. Les variables sont associées non pas à un point donné mais à une sorte d'enclos aquatique, où les effectifs sont intégrés dans l'espace (*e.g.* Dugdale et Mac Isaac, 1971; Andersen et Nival, 1988).

Il n'est pas possible de représenter sous forme de modèle le spectre complet d'événements depuis les interactions moléculaires jusqu'aux bouleversements climatiques. Il y a lieu de fixer son ouverture ou fenêtre spectrale (Nihoul, 1989), c'est-à-dire l'intervalle d'échelle de longueur et d'échelle de temps que le modèle peut représenter. Les phénomènes à plus petites échelles ne seront pas résolus. Leurs variations rapides feront partie d'un bruit de fond contribuant à la diffusion ou "lissage" des propriétés du système. Les processus à plus grandes échelles ne seront pas vus au travers de cette fenêtre spectrale mais seront pris en compte de manière sous-jacente dans les conditions initiales et aux limites.

Les pas de temps utilisés peuvent être très fins, notamment pour limiter les approximations induites par certaines discrétisations. Cependant, l'existence de composantes périodiques (cycle diurne, cycles de marée) fait que les pas concevables ne couvrent pas un continuum. De nombreux modèles opèrent sur une base de 24 heures ou sur un cyclé de marée. La dynamique prise en compte sera une dynamique moyenne sur la période considérée. La production primaire se référera à la luminosité moyenne sur ce cycle. Dans une première phase, un compromis devra être trouvé entre un découpage très fin approchant au mieux la structure intime des phénomènes et un partage rudimentaire en un nombre réduit de mailles.

Le pas de temps adapté au modèle 1D de production primaire développé est de 600 secondes.

### 1.2.9. La formulation mathématique

Le changement dans le temps  $\frac{\partial B}{\partial t}$  d'une variable biologique  $B$ , en un point fixe de l'espace s'exprime par son équation d'évolution. L'équation d'évolution dans l'espace et le temps de toute variable d'état, qu'elle soit physique (salinité, température, moment, biomasse, énergie, etc.) ou biologique (biomasse bactérienne, concentration en nitrates, etc.) est toujours une expression particulière d'une unique équation de base. Elle traduit le fait que la variation dans le temps de cette variable d'état  $B$  est le résultat d'une production ou d'une destruction locale  $Q^B$ , du transport par le fluide  $\mathbf{v} \cdot \nabla B$  et de la diffusion. Soit:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{\partial B}{\partial t} + \mathbf{v} \cdot \nabla B = Q^B + \text{diffusion de } B \tag{1.13}$$

où  $\mathbf{v}$  est le vecteur vitesse et  $\nabla B$  le gradient de  $B$  dans les trois dimensions de l'espace. C'est l'équation de base des modèles couplés physique/biologie tridimensionnels (3D) (e.g. Nihoul, 1975).

Si on suppose l'homogénéité horizontale de l'océan, comme dans les modèles 1D de colonne d'eau, les gradients de  $B$  selon  $x$  et  $y$  sont nuls et l'équation 1.13 devient:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{\partial B}{\partial t} + (w - w_z) \frac{\partial B}{\partial z} = Q^B + \frac{\partial}{\partial z} \left[ \tilde{v} \frac{\partial B}{\partial z} \right] \tag{1.14}$$

$w_z$  et  $w$  étant respectivement la vitesse relative de la particule par rapport au fluide et la vitesse verticale du fluide. Cette dernière est supposée négligeable par rapport à  $w_z$  dans les modèles 1D verticaux et l'équation suivante représente la base du modèle couplé:

$$\frac{\partial B}{\partial t} = Q^B - w_z \frac{\partial B}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial z} \left[ \tilde{v} \frac{\partial B}{\partial z} \right] \quad 1.15$$

où la variation de la variable biologique  $B$  est gouvernée par une simple équation sous forme d'une somme de production et destruction locale  $Q^B$ , de sédimentation et de diffusion turbulente où  $w_z$  et  $\tilde{v}$  sont les coefficients de sédimentation et de diffusion turbulente:

$$Q^B = \sum \text{gains} - \sum \text{pertes} \quad 1.16$$

Si on suppose l'homogénéité spatiale tridimensionnelle, comme c'est le cas pour modèle 0D:

$$\frac{\partial B}{\partial x} = \frac{\partial B}{\partial y} = \frac{\partial B}{\partial z} = 0 \quad 1.17$$

Dans ce cas, le modèle se réduit à l'équation biologique et l'équation 1.13 devient:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{\partial B}{\partial t} = Q^B \quad 1.18$$

Cette équation biologique représente donc le changement propre de la variable biologique et sera la somme algébrique des processus biologiques de gains et de pertes:

$$\frac{dB}{dt} = Q^B = B \left( p^B - r^B - m^B - i^B \right) \quad 1.19$$

où  $p^B$ ,  $r^B$ ,  $m^B$ ,  $i^B$  sont les taux de production, de pertes métaboliques, de mortalité et d'ingestion de la variable  $B$  par unité de temps.

Par exemple, la chaîne trophique planctonique (Diatomées / Krill / pelotes fécales) sera simulée pour la partie Nord de la Mer de Ross. L'équation de base pour la production de Diatomées ( $P_3$ ) est limitée par la lumière (les nutriments ne sont pas limitant en Mer de Ross) et contrôlées par le broutage, la sédimentation et par la diffusion:

$$\frac{\partial P_3}{\partial t} = P_3 p_{\max}^{P_3} \lim E - Z_3 \left[ i_{\max}^{P_3 Z_3} \frac{P_3 - P_{3s}}{k_{sP_3 Z_3} + (P_3 - P_{3s})} \right] - w_{P_3} \frac{\partial P_3}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial z} \left[ \tilde{v} \frac{\partial P_3}{\partial z} \right] \quad 1.20$$

dans laquelle  $p_{\max}^{P_3}$  est le taux photosynthétique maximum et  $\lim E$ , la limitation par la lumière.  $P_3$  est la biomasse des diatomées et  $P_{3s}$ , la biomasse minimale nécessaire pour initier le processus d'ingestion par le Krill  $Z_3$  et  $i_{\max}^{P_3 Z_3}$  est le taux d'ingestion maximum.

Le terme  $k_{sP_3 Z_3}$  représente la constante de demi-saturation du processus d'ingestion de  $P_3$  par  $Z_3$ .

### 1.2.10. La calibration du modèle

La littérature fournit une série de paramètres applicables a priori. On trouvera des ouvrages de compilation (e.g. Jorgensen *et al.*, 1991). Cependant, peu de paramètres sont connus exactement et il faudra calibrer le modèle, c'est-à-dire, trouver la meilleure concordance entre les valeurs calculées et observées des variables d'état en modifiant les paramètres. Elle

peut être faite par un certain nombre d'essais et d'erreurs en partant de paramètres obtenus pour des espèces voisines ou des processus analogues.

Dans les modèles destinés à simuler les processus écologiques, la calibration est cruciale pour la qualité du modèle parce que les paramètres dans la plupart des cas ne sont connus ou applicables que dans certaines limites. D'autre part ils sont déterminés pour des espèces et des stades de développement donnés qui changent selon la période de l'année; or la plupart des modèles biogéochimiques ne considèrent pas des espèces mais des niveaux trophiques ou regroupent plusieurs espèces au sein d'une seule variable. Dans ce cas, il est possible de calculer les valeurs limites de ces paramètres mais pas des variations saisonnières. Dans les modèles d'écosystèmes, certains processus peuvent avoir été négligés vu leur faible importance sur l'évolution des variables. Ils peuvent cependant être affectés par la calibration. Ceci explique pourquoi certains paramètres peuvent avoir des valeurs différentes pour le même modèle appliqué à des écosystèmes différents. Utilisée à mauvais escient, la calibration pourrait donc lisser des processus de faible importance non pris en compte dans le modèle et rendre certains paramètres non réalistes.

### **1.2.11. La vérification du modèle**

La vérification du modèle est un test de logique interne. Le modèle réagit-il comme on s'y attendait? Par exemple, la décharge de matière organique correspond-elle à une diminution d'oxygène équivalente? Le modèle est-il stable à long terme? La loi de la conservation de la masse est-elle respectée?

### **1.2.12. L'analyse de sensibilité**

L'analyse de sensibilité consiste à tester, grâce au modèle, l'influence du changement d'un paramètre ou d'une fonction de forçage.

### **1.2.13. La validation du modèle**

La validation consiste à vérifier numériquement à quel point le modèle suit les données expérimentales. Cette étape permet de tester le bien-fondé du modèle conceptuel adopté et de son envergure (0, 1, 2, 3 D).

La validation permet de réajuster: (i) sa fenêtre spectrale ou la gamme d'échelles temporelles et spatiales que le modèle peut représenter; (ii) son emprise ou son extension spatiale et temporelle; (iii) sa finesse ou son pouvoir séparateur dans l'espace physique; (iv) sa précision ou la marge d'erreur autorisée sur les variables d'état; (v) et enfin son réalisme ou sa fidélité au système réel.