

Modèle d'écosystème pélagique des eaux côtières de la Mer Ligure

Modèle
Plancton
Écosystème
Réseau trophique
Méditerranée

Modelling
Plankton
Ecosystem
Food-web
Mediterranean

Valérie ANDERSEN, Paul NIVAL

Centre d'Études et de Recherches Océanographiques de Villefranche, Station zoologique, La Darse, B.P. 28, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

Reçu le 28/2/86, révisé le 6/10/86, accepté le 14/10/86.

RÉSUMÉ

Nous présentons un modèle simple de l'écosystème pélagique de la couche superficielle (0 à 20 m) de la zone côtière de la Mer Ligure (Méditerranée). Ce modèle comprend phytoplancton, copépodes, salpes, chétognathes, azote inorganique dissous et matière organique particulaire. Le système est ouvert (apport hivernal de sels nutritifs profonds et sédimentation de la matière organique particulaire) et est influencé par la température et l'éclairement.

Ce modèle reproduit l'évolution annuelle typique du plancton dans cette zone. Cependant, une simulation sur cinq ans montre que salpes et chétognathes ont un comportement instable, contrairement aux autres variables d'état. Nous faisons l'hypothèse d'une immigration de ces animaux dans la couche superficielle. Nous suggérons deux étapes ultérieures pour améliorer le modèle : élaboration d'un sous-modèle de dynamique de population de salpes et augmentation de la complexité du réseau trophique.

Oceanol. Acta, 1988. Océanographie pélagique méditerranéenne, édité par H. J. Minas et P. Nival, 211-217.

ABSTRACT

A model of the pelagic ecosystem in coastal waters of the Ligurian Sea

A simplified model of the pelagic ecosystem of the coastal surface waters (0 to 20 m) of the Ligurian Sea (Mediterranean) is described. Phytoplankton, copepods, salps, chaetognaths, dissolved inorganic nitrogen and particulate organic matter are considered. The system is open (winter input of deep nutrients and sedimentation of particulate organic matter) and is influenced by temperature and irradiance.

This model simulates the typical annual variation of the plankton in the considered area. Nevertheless, a simulation during five years shows that, in contrast with the other state variables, salps and chaetognaths have an unstable behaviour. We assume that these organisms migrate in the superficial waters. Two further steps to improve the model are suggested : modelling the population dynamics of salps and increasing the complexity of the foodweb.

Oceanol. Acta, 1988. Océanographie pélagique méditerranéenne, édité par H. J. Minas et P. Nival, 211-217.

INTRODUCTION

L'écosystème marin présente un grand nombre de relations fonctionnelles et le modèle est un outil

approprié pour mieux apprécier les conséquences de cette complexité. La modélisation peut être abordée de deux façons différentes et compte donc deux groupes de partisans : ceux des modèles complexes et

ceux des modèles simples. Nous avons choisi une démarche intermédiaire qui est basée sur l'augmentation de complexité d'un modèle simple s'appuyant sur quelques hypothèses solides.

Nous présentons donc ici un modèle d'écosystème pélagique simple pour les eaux côtières de Villefranche-sur-Mer (Mer Ligure, Méditerranée). Ce modèle cherchera à reconstituer les principales caractéristiques de l'évolution annuelle des groupes planctoniques importants. Nous considérons la couche des 20 premiers mètres supposée stable et homogène. En conclusion, nous exposerons quelques étapes ultérieures suggérées par les résultats de ce modèle.

FORMULATION DU MODÈLE

Ce modèle d'écosystème planctonique comprend un producteur primaire (phytoplancton), deux herbivores (copépodes et salpes), un carnivore (chétognathes), l'azote inorganique dissous et la matière organique particulaire qui regroupe les pelotes fécales et les organismes morts (fig. 1). Trois variables forçantes agissent sur le système : éclairage, température et apports de sels nutritifs profonds.

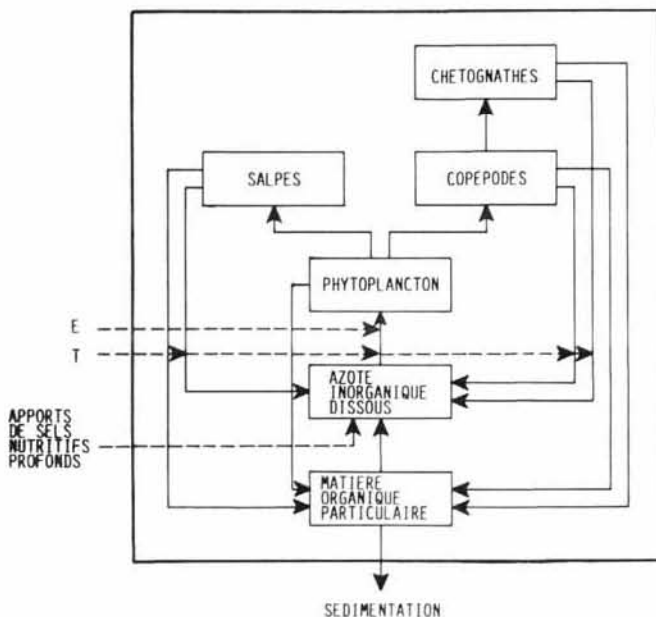


Figure 1

Schéma conceptuel du modèle d'écosystème pélagique des eaux superficielles côtières de Villefranche-sur-Mer (Mer Ligure) ; E, éclairage ; T, température.

Block-diagram of the pelagic model concerning the superficial coastal waters of Villefranche-sur-Mer (Ligurian Sea). E, irradiance ; T, temperature.

Ce modèle est sans dimension ; cependant, il est nécessaire de considérer que le système est ouvert (apport hivernal de sels nutritifs profonds, sédimentation de la matière organique particulaire) pour conserver les grands traits de l'évolution annuelle.

Phytoplancton

La croissance du phytoplancton est limitée par la concentration d'azote inorganique dissous, par l'éclairage et la température. Les expressions mathématiques des processus sont données par le tableau 1. La limitation de la croissance par les sels nutritifs est représentée par une fonction de type Michaelis-Menten (Eppley *et al.*, 1969). Nous utilisons la formule de Peeters et Eilers (1978) pour décrire la photo-inhibition (Platt *et al.*, 1980) et la thermo-inhibition (Eppley, 1972).

Nous supposons que la mortalité du phytoplancton dépend de la concentration d'azote inorganique dissous disponible : au-dessous d'une certaine concentration d'azote, elle est élevée et constante, puis elle diminue quand la concentration de sels nutritifs augmente (*cf.* tab. 1).

Zooplancton

La variation de l'ingestion des copépodes et des chétognathes avec la concentration de nourriture disponible est représentée par l'expression générale d'Ivlev (1955) modifiée par Parsons *et al.* (1967). Ceci est en accord avec les résultats expérimentaux obtenus pour les copépodes (McAllister, 1970 ; Nival, 1976) et est suggéré par ceux, plus rares, obtenus pour les chétognathes (Reeve, 1980). Nous admettons que le taux de filtration des salpes est indépendant de la concentration de nourriture dans la gamme observée en Mer Ligure (Harbison, Gilmer, 1976 ; Deibel, 1982). Le taux d'assimilation de la nourriture ingérée est supposé constant.

Comme pour le phytoplancton, nous supposons que le taux de mortalité des différents groupes de zooplancton est d'autant plus élevé que la concentration de nourriture disponible est faible et nous utilisons la même formulation.

Nous admettons que le taux d'excrétion du zooplancton augmente exponentiellement avec la température (Nival *et al.*, 1974 ; Ikeda, 1985).

Matière organique particulaire

Le taux de reminéralisation de la matière organique particulaire est supposé constant.

Nous faisons l'hypothèse que le taux de sédimentation est constant et identique pour toutes les particules mortes et vivantes. Nous ne distinguons donc pas les différentes classes de particules, depuis les diatomées mortes à sédimentation relativement lente (Smayda, 1970) jusqu'aux pelotes fécales de salpes à grande vitesse de sédimentation (Bruland, Silver, 1981).

Équations et fonctions forçantes

Le tableau 2 donne les valeurs des coefficients du modèle et le tableau 3, les valeurs initiales des variables d'état dont les masses sont exprimées en $\mu\text{atg N} \cdot \text{l}^{-1}$. Le système d'équations différentielles est

Tableau 1
Processus représentés dans le modèle.
Processes represented in the model.

| Processus | Construction |
|---|---|
| <u>Croissance du phytoplancton</u> | |
| μ : taux de croissance | $\mu = \mu_m \cdot I_N \cdot I_E \cdot I_T$ |
| μ_m : taux de croissance maximal | |
| I_N : limitation par l'azote minéral | $I_N = \frac{N}{k_N + N}$ |
| N : concentration d'azote inorganique dissous | |
| k_N : coefficient de demi-saturation | |
| I_E : limitation par l'éclairement | $I_E = 2(1 + \beta_E) \frac{x_E}{x_E^2 + 2\beta_E x_E + 1}$ |
| E : éclairement | |
| E_S : éclairement optimal | avec $x_E = E/E_S$ |
| β_E : coefficient d'acuité de la courbe, | |
| I_T : limitation par la température | $I_T = 2(1 + \beta_T) \frac{x_T}{x_T^2 + 2\beta_T x_T + 1}$ |
| T : température | |
| θ_0 : température où la croissance est nulle | |
| θ_s : température optimale | |
| β_T : coefficient d'acuité de la courbe | avec $x = \frac{T - \theta_0}{\theta_s - \theta_0}$ |
| <u>Mortalité du phyto- et du zooplancton</u> | |
| m_x : taux de mortalité de la variable x | |
| B : concentration de nourriture | |
| B_{\min} : seuil de concentration de nourriture | pour $B \leq B_{\min}$ $m_x = m_{\max}$ |
| m_{\max} : taux de mortalité maximal | pour $B > B_{\min}$ $m_x = \frac{a_m}{B} + m_0$ |
| m_0 : taux de mortalité minimal | |
| a_m : coefficient d'acuité de la courbe | |
| <u>Nutrition des copépodes et des chétognathes</u> | |
| r_x : taux d'assimilation de la variable x | |
| a_x : coefficient d'assimilation | |
| r_m : taux d'ingestion maximal | |
| k : coefficient d'lvlev | $r_x = a_x \cdot r_m (1 - \text{Exp}(-k(B - B_0)))$ |
| B : concentration de nourriture disponible | |
| B_0 : seuil minimal de nutrition | |
| <u>Excrétion azotée du zooplancton</u> | |
| e_x : taux d'excrétion de la variable x | |
| a_e : taux d'excrétion à 0 °C | |
| b_e : coefficient d'acuité de la courbe | $e_x = a_e \cdot b_e^T$ |
| T : température | |

présenté dans le tableau 4 ; il est intégré par la méthode de Runge-Kutta d'ordre 4 avec un pas constant d'une heure.

Les évolutions temporelles de la température et de l'éclairement (fig. 2) sont décrites par des fonctions sinusoïdales, ajustées respectivement aux mesures de température effectuées à l'entrée de la rade de Villefranche (Braconnot *et al.*, 1966) et aux mesures d'éclairement incident à l'aéroport de Nice. Dans le modèle, l'éclairement est moyenné sur la couche des 20 m et ne tient compte que des radiations photosynthétiquement actives (50 % de l'éclairement incident).

Pour représenter les apports d'azote profond nous avons divisé l'année en trois périodes : 1) du 1^{er} au 40^e jour de l'année le mélange hivernal des eaux superficielles aux eaux profondes est faible, le flux de sels nutritifs est donc peu important ($0,012 \mu\text{atg N} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$) ; 2) du 41^e au 79^e jour le mélange s'intensifie, l'apport d'azote minéral est plus important ($0,084 \mu\text{atg N} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$) ; 3) du 80^e au 365^e jour la thermocline est établie, les apports d'azote sont donc nuls.

DONNÉES DE RÉFÉRENCE

Les mesures *in situ* concernant la zone côtière de Villefranche sont très dispersées. Nous disposons de mesures de chlorophylle en surface pour l'année 1969 (Nival, 1976), de mesures d'abondance des copépodes et des chétognathes de 1967 à 1971 (Dallot, comm. pers.) et de mesures d'abondance des salpes pour les années 1960 et 1963 à 1966 (Braconnot, 1971). Les estimations des biomasses en azote, pour comparer avec les résultats du modèle, sont obtenues par multiplication des abondances par le poids sec d'un organisme moyen (copépode : 40 $\mu\text{g PS}$; salpe : 3 200 $\mu\text{g PS}$; chétognathe : 60 $\mu\text{g PS}$), en considérant que le poids d'azote représente 10 % du poids sec. Nous avons admis que le rapport azote sur chlorophylle pour le phytoplancton était de 9,06.

RÉSULTATS

La figure 3 montre les résultats de la simulation obtenue avec ce modèle, et l'ensemble des données de

Tableau 2

Valeurs ajustées des coefficients du modèle. Ph, phytoplancton ; Co, copépodes ; Sa, salpes ; Ch, chétognathes.
Adjusted values of the coefficients of the model. Ph, phytoplankton ; Co, copepods ; Sa, salps ; Ch, chaetognaths.

| Coefficients | Symboles | Unités | Valeurs | | | |
|--|------------------|---|---------|--------|--------|-------|
| <u>Phytoplancton : croissance</u> | | | | | | |
| Taux de croissance maximal | μ_m | j^{-1} | 2,16 | | | |
| Coefficient de demi-saturation pour l'azote minéral | k_N | $\mu\text{atg N.l}^{-1}$ | 1,0 | | | |
| Éclairement optimal | E_s | ly.j^{-1} | 84,24 | | | |
| Coefficient d'acuité de la courbe de photo-inhibition | β_E | s.d. | -0,6 | | | |
| Température optimale | θ_s | $^{\circ}\text{C}$ | 15,5 | | | |
| Température où la croissance est nulle | θ_0 | $^{\circ}\text{C}$ | 11,0 | | | |
| Coefficient d'acuité de la courbe de thermo-inhibition | β_T | s.d. | -0,8 | | | |
| <u>Zooplancton : assimilation, excréation</u> | | | | | | |
| | | | Co | Sa | Ch | |
| Coefficient d'assimilation | a_x | s.d. | 0,70 | 0,55 | 0,80 | |
| Taux d'ingestion maximal | r_m | j^{-1} | 0,960 | — | 0,912 | |
| Coefficient d'Ivlev | k | $\text{l.}\mu\text{atg N}^{-1}$ | 0,25 | — | 0,060 | |
| Seuil minimal de nutrition | B_0 | $\mu\text{atg N.l}^{-1}$ | 0,49 | — | 0,0003 | |
| Taux de filtration des salpes | f | $\text{l.}\mu\text{atg N}^{-1}.\text{j}^{-1}$ | — | 0,276 | — | |
| Taux d'excrétion à 0 °C | a_e | j^{-1} | 0,0672 | 0,0744 | 0,0480 | |
| Coefficient d'acuité de la courbe d'excrétion | b_e | s.d. | 1,025 | 1,050 | 1,015 | |
| <u>Phyto- et zooplancton : mortalité</u> | | | | | | |
| | | | Ph | Co | Sa | Ch |
| Taux de mortalité maximal | m_{max} | j^{-1} | 0,067 | 0,045 | 0,103 | 0,043 |
| Taux de mortalité minimal | m_0 | j^{-1} | 0,030 | 0,030 | 0,040 | 0,030 |
| Coefficient d'acuité de la courbe | a_m | $\mu\text{atg N.l}^{-1}.\text{j}^{-1}$ | 0,012 | 0,024 | 0,045 | 0,060 |
| Seuil de concentration de nourriture | B_{min} | $\mu\text{atg N.l}^{-1}$ | 0,310 | 1,600 | 0,700 | 0,470 |
| <u>Matière organique particulaire</u> | | | | | | |
| Taux de reminéralisation | t_r | j^{-1} | 0,10 | | | |
| Coefficient de sédimentation | t_s | j^{-1} | 0,00894 | | | |

Tableau 3

Valeurs initiales des variables d'état, exprimées en $\mu\text{atg N.l}^{-1}$.
Initial values of the state variables, expressed as $\mu\text{atg N.l}^{-1}$.

| | |
|--------------------------------|--------|
| Phytoplancton | 0,35 |
| Copépodes | 0,012 |
| Salpes | 0,0002 |
| Chétognathes | 0,0021 |
| Azote inorganique dissous | 1,50 |
| Matière organique particulaire | 0,018 |

référence. Nous simulons relativement bien une floraison phytoplanctonique printanière telle qu'elle se produit *in situ* ; cependant les biomasses calculées sont fortes par rapport aux données de Nival (1976) et correspondraient plutôt aux concentrations observées plus au large, au voisinage du front de la Mer Ligure (maximum printanier : $5 \text{ mg Chl} \cdot \text{m}^{-3}$ ou $3,2 \mu\text{atg N} \cdot \text{l}^{-1}$; Béthoux, Prieur, 1983). Les faibles concentrations de chlorophylle observées par Nival

Tableau 4

Système d'équations différentielles du modèle. Les variables d'état sont imprimées en caractères gras. Ph, phytoplancton ; Co, copépodes ; Sa, salpes ; Ch, chétognathes ; N, azote inorganique dissous ; MO, matière organique particulaire ; Ne, apport hivernal de sels nutritifs profonds.
Differential equations of the model. The state variables are written in bold characters. Ph, phytoplankton ; Co, copepods ; Sa, salps ; Ch, chaetognaths ; N, dissolved inorganic nitrogen ; MO, particulate organic matter ; Ne, winter input of deep nutrients.

$$\frac{d\text{Ph}}{dt} = (\mu - m_{\text{Ph}}) \text{Ph} - (r_{\text{Co}}/a_{\text{Co}}) \text{Co} - f \cdot \text{Ph} \cdot \text{Sa}$$

$$\frac{d\text{Co}}{dt} = (r_{\text{Co}} - m_{\text{Co}} - e_{\text{Co}}) \text{Co} - (r_{\text{Ca}}/a_{\text{Ca}}) \text{Ca}$$

$$\frac{d\text{Sa}}{dt} = (a_{\text{Sa}} \cdot f \cdot \text{Ph} - m_{\text{Sa}} - e_{\text{Sa}}) \text{Sa}$$

$$\frac{d\text{Ch}}{dt} = (r_{\text{Ch}} - m_{\text{Ch}} - e_{\text{Ch}}) \text{Ch}$$

$$\frac{d\text{N}}{dt} = e_{\text{Co}} \cdot \text{Co} + e_{\text{Sa}} \cdot \text{Sa} + e_{\text{Ch}} \cdot \text{Ch} + t_r \cdot \text{Mo} - \mu \cdot \text{Ph} + \text{Ne}$$

$$\frac{d\text{Mo}}{dt} = m_{\text{Ph}} \cdot \text{Ph} + \left(m_{\text{Co}} + \left(\frac{1 - a_{\text{Co}}}{a_{\text{Co}}} \right) r_{\text{Co}} \right) \text{Co} + (m_{\text{Sa}} + (1 - a_{\text{Sa}}) f \cdot \text{Ph}) \text{Sa} + \left(m_{\text{Ca}} + \left(\frac{1 - a_{\text{Ca}}}{a_{\text{Ca}}} \right) r_{\text{Ca}} \right) \text{Ca} - (t_r + t_s) \text{Mo}$$

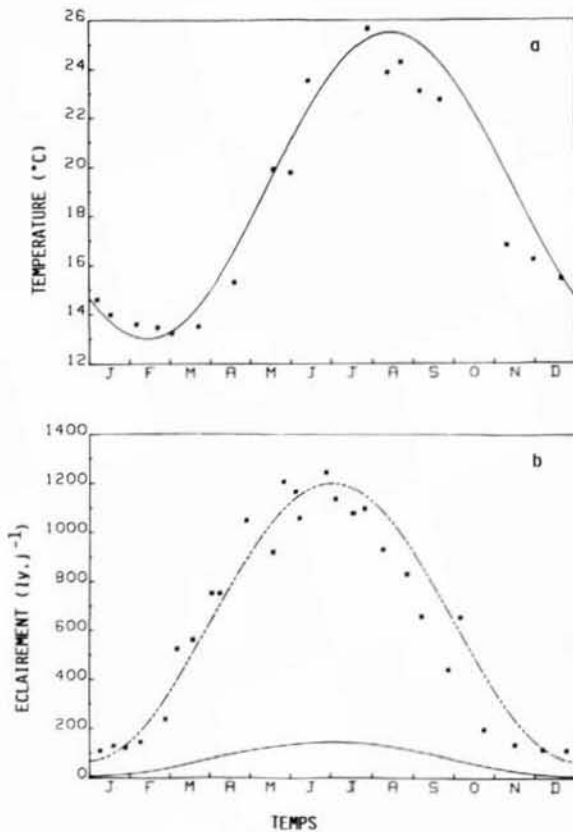


Figure 2
 a) Évolution annuelle de la température ; *, mesures ; b) Évolution annuelle de l'éclairement ; *, mesures ; ---, éclairement incident ; —, éclairement moyenné sur la couche 0-20 m correspondant aux radiations photosynthétiquement actives.
 a) Annual variation of temperature ; *, data ; b) Annual variation of irradiance ; *, data ; ---, incident irradiance ; —, mean irradiance in the 0-20 m layer corresponding to the available radiations for the photosynthesis.

(1976) semblent indiquer que ces mesures sont entachées d'erreurs ; par exemple, le filtre utilisé, de porosité $3\ \mu\text{m}$, peut laisser passer des organismes chlorophylliens. En fait la biomasse phytoplanctonique exploitée par les herbivores apparaît comme un élément difficile à mesurer ; dans son modèle de dynamique du phytoplancton, Radach (1983) souligne les incompatibilités qui existent entre les mesures de production primaire et de biomasse phytoplanctonique. Ainsi, pour simuler correctement les données de référence, il doit supposer que la croissance des algues n'est pas limitée par la lumière, au moins dans la couche euphotique. Le pic de copépodes simulé a lieu vers mi-avril, en accord avec les observations qui le situent entre mi-mars et début mai ; sa biomasse maximale relativement forte ($0,8\ \mu\text{atg N}\cdot\text{l}^{-1}$) correspond au maximum de la gamme des valeurs de référence ($0,15\ \text{à}\ 0,75\ \mu\text{atg N}\cdot\text{l}^{-1}$). La courbe d'évolution des salpes rend bien compte des observations en mer, à savoir présence réduite à quelques mois au printemps et pic vers mi-avril (fin mars à fin mai pour les données de référence) ; leur biomasse maximale ($0,055\ \mu\text{atg N}\cdot\text{l}^{-1}$) correspond à la limite supérieure des concentrations évaluées *in situ*. Dans la zone côtière de Villefranche, la date d'apparition du pic principal de chétognathes est fort variable, de début mai à fin août. Nous simulons ce pic fin juin, au milieu de cette période, avec une biomasse de $0,012\ \mu\text{atg N}\cdot\text{l}^{-1}$, en accord avec les données de référence ($0,005\ \text{à}\ 0,013\ \mu\text{atg N}\cdot\text{l}^{-1}$) ; par contre nous ne représentons pas les pics secondaires observés en automne et hiver *in situ*. Le modèle reproduit donc l'évolution caractéristique du phytoplancton, des salpes, des copépodes et, dans une certaine mesure, des chétognathes pour la zone considérée.

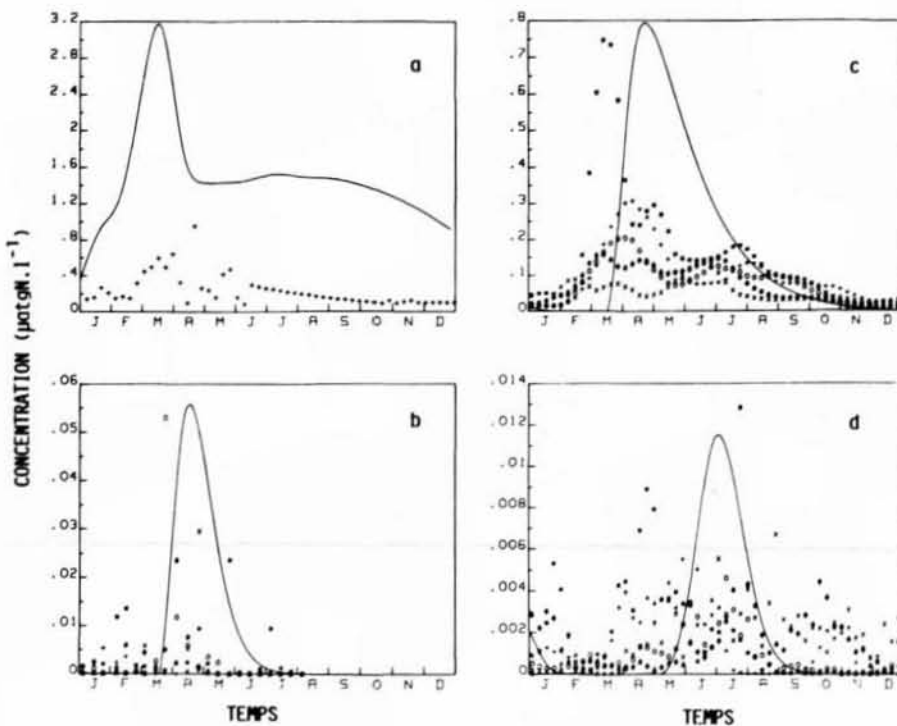


Figure 3
 Simulation du modèle sur un an : variation simulée (—) et données de référence (#, o, +, *, x). a) phytoplancton : +, année 1969 (Nival, 1976) ; b) salpes : #, 1960 ; o, 1963 ; +, 1964 ; *, 1965 ; x, 1966 (Braconnot, 1971) ; c) copépodes et d) chétognathes : #, 1967 ; o, 1968 ; +, 1969 ; *, 1970 ; x, 1971 (Dallot, comm. pers.).
 Simulation of the model over a period of one year : simulated variation (—) and reference data (#, o, +, *, x). a) phytoplankton : +, year 1969 (Nival, 1976) ; b) salps : #, 1960 ; o, 1963 ; +, 1964 ; *, 1965 ; x, 1966 (Braconnot, 1971) ; c) copepods and d) chaetognaths : #, 1967 ; o, 1968 ; +, 1969 ; *, 1970 ; x, 1971 (Dallot, pers. comm.).

Une simulation sur cinq ans de ce modèle montre que 4 des 6 variables d'état, phytoplancton, copépodes, azote inorganique dissous et matière organique particulaire, ont un comportement stable alors que salpes et chétognathes disparaissent dès la deuxième année. Il est possible d'obtenir un cycle annuel stable pour ces deux variables en abandonnant l'hypothèse d'un système biologiquement isolé, comme nous avons précédemment rejeté l'isolement physique. Nous supposons donc que salpes et chétognathes sont introduits dans la zone considérée en petites quantités à une période donnée (hiver pour les salpes, printemps pour les chétognathes). L'origine de cet apport peut correspondre au transport par les masses d'eau entrant dans la Mer Ligurienne ou à la migration d'individus des couches profondes vers la couche d'eau considérée. En effet, on ne connaît pas actuellement le devenir des salpes après la fin du printemps. Sont-elles toujours présentes en concentrations infimes rendant presque nulle la probabilité de les capturer (dans le modèle, $10^{-6} \mu\text{atg N} \cdot \text{l}^{-1}$ en été, soit un individu par $17\,860 \text{ m}^3$) ou résident-elles en profondeur? La deuxième hypothèse est la plus vraisemblable car le bilan de matière de ces organismes devient négatif en été dans les eaux superficielles (Andersen, 1985). Nous prêterons un comportement opportuniste aux chétognathes: ils n'immigrent dans le système que lorsque leur source de nourriture, les copépodes, est

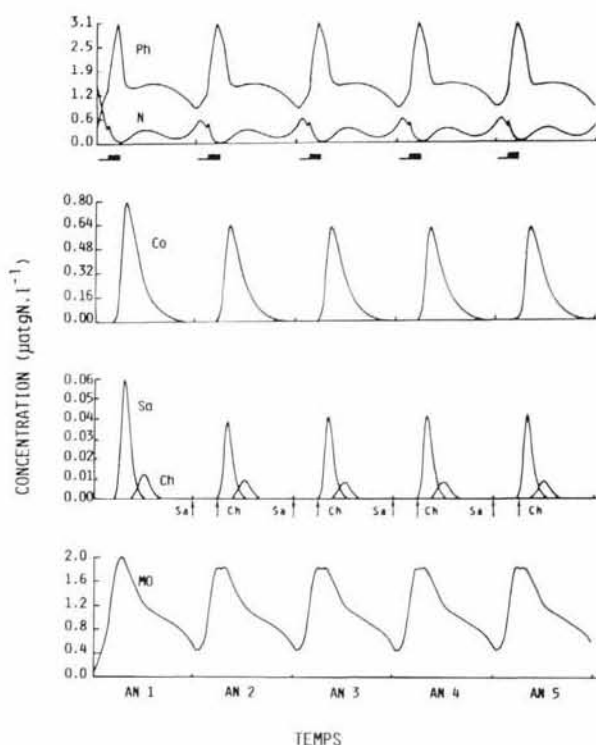


Figure 4
Simulation du modèle sur cinq années, tenant compte de l'immigration de salpes (Sa →) et de chétognathes (Ch →). Ph, phytoplancton; N, azote inorganique dissous; Co, copépodes; Sa, salpes; Ch, chétognathes; MO, matière organique particulaire; —■—, apports hivernaux de sels nutritifs profonds.

Simulation of the model over a period of five years and taking account of salp (Sa →) and chaetognath (Ch →) migration. Ph, phytoplankton; N, dissolved inorganic nitrogen; Co, copepods; Sa, salps; Ch, chaetognaths; MO, particulate organic matter; —■—, winter input of deep nutrients.

abondante. La simulation du modèle tenant compte de ces apports est présentée figure 4. Ainsi, il suffit de 0,01 à 0,50 % de la concentration maximale en salpes et en chétognathes pour stabiliser le cycle annuel de ces organismes. Les courbes d'évolution des autres variables sont semblables à celles de la simulation précédente. En effet, la dynamique du phytoplancton est fortement conditionnée par celle des copépodes. La biomasse des salpes (compétiteurs) et des chétognathes (prédateurs) n'atteint, respectivement, que 7,5 % et 1,5 % de celle des copépodes. Le système étant stable sur plusieurs années on peut considérer que la masse d'azote injectée sous forme de sels nutritifs en hiver est perdue sous forme de matière organique sédimentant hors de la couche des 20 m ($3,76 \mu\text{atg N} \cdot \text{l}^{-1}$ soit un flux de $6.0 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$).

CONCLUSION

Deux des variables d'état du modèle, salpes et chétognathes, ont un comportement instable. Ce modèle, qui donne cependant une première approximation de la dynamique de l'écosystème pélagique en Mer Ligurienne, suggère que l'évolution du phytoplancton dépend essentiellement de celle des copépodes et montre que celles des autres groupes, tels que salpes et chétognathes, sont conditionnées par des événements (transport, migration) intervenant à une échelle d'espace supérieure à celle des copépodes. Les immigrations, que nous avons supposées pour reproduire leur cycle annuel, ne sont qu'une des hypothèses. La conceptualisation de ce modèle est certainement insuffisante compte tenu de la diversité des espèces. Une seule variable d'état suffit-elle à représenter la variété de formes ainsi regroupées? Faut-il élaborer un sous-modèle exprimant la dynamique des organismes, tels que les salpes? Le nombre de variables pour décrire l'écosystème est-il suffisant, étant donné l'importance de groupes tels que les appendiculaires et les ciliés à certaines périodes?

Le cycle biologique des salpes présente l'alternance de deux générations fort différentes: les oozoïdes, asexués et solitaires, les blastozoïdes, sexués et en chaîne. L'individu asexué de *Salpa fusiformis* peut produire en une semaine trois chaînes d'environ 123 individus (Choe, 1985), alors que chaque blastozoïde ne produit qu'un seul oozoïde au cours de sa vie (par exemple, Braconnot, 1971; Choe, 1985). Ces principales caractéristiques du cycle de vie des salpes donnent à cette variable des propriétés particulières qui doivent être prises en compte (par exemple, fort taux de croissance en période d'abondance des oozoïdes). En ce qui concerne les chétognathes on doit tenir compte de la capacité des carnivores à supporter des jeûnes importants et à se développer activement dès que la nourriture est favorable.

La deuxième suggestion de notre modèle concernait l'augmentation de complexité de l'écosystème. Dans notre réseau, le compartiment phytoplancton regroupe de nombreux taxons aux caractéristiques différentes tels que diatomées, microflagellés et dino-

flagellés. Ces groupes ont des exigences de température et de lumière différentes et, en particulier, les diatomées nécessitent des silicates pour leur croissance. Nous avons également négligé certains groupes du zooplancton : par exemple, les ciliés, maillon important entre les flagellés et les copépodes, qui présentent des biomasses importantes dans les eaux côtières de Villefranche (Rassoulzadegan, 1979). Les

résultats de Andersen *et al.* (1987) concernant un modèle d'écosystème pélagique dans un grand enclos de 23 m de haut (enclos CEPEX) nous incitent à compliquer notre réseau trophique. Cependant peu de données cohérentes existent en Méditerranée sur les cycles annuels des différents groupes planctoniques. L'acquisition simultanée de ces informations est un objectif à atteindre en mer ou en mésocosme.

RÉFÉRENCES

- Andersen V., 1985. Modélisation d'écosystèmes pélagiques. Étude de processus, *Thèse Univ., Univ. Paris VI, Océanogr. biol.*, 135 p.
- Andersen V., Nival P., Harris R. P., 1987. Modelling of a planktonic ecosystem in an enclosed water column, *J. Mar. Biol. Assoc. UK* **67**, 407-430.
- Béthoux J.-P., Prieur L., 1983. Hydrologie et circulation en Méditerranée nord-occidentale, *Pétri. Tech.*, **299**, 25-34.
- Braconnot J.-C., 1971. Contribution à l'étude biologique et écologique des tuniciers pélagiques salpides et doliolides. I : Hydrologie et écologie des salpides, *Vie Milieu*, **22**, 257-286.
- Braconnot J.-C., Carré C., Goy J., Laval P., Sentz-Braconnot E., 1966. Conditions hydrologiques pendant les années 1963 et 1964 en un point au large de Villefranche-sur-Mer, *Trav. Stn Zool. Villefranche*, **26**, 423-437.
- Bruland K. W., Silver M. W., 1981. Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids), *Mar. Biol.*, **63**, 295-300.
- Choe S. M., 1985. Contribution à l'étude biologique et écologique des Tuniciers pélagiques Salpides (Thaliacés) en Méditerranée, *Thèse 3^e cycle, Océanogr. biol., Univ. Paris VI*, 57 p.
- Deibel D., 1982. Laboratory measured grazing and ingestion rates of salp, *Thalia democratica* Forskal, and the doliolid, *Dolioletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea), *J. Plankt. Res.*, **4**, 189-201.
- Eppley R. W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fish. Bull.*, **70**, 1063-1085.
- Eppley R. W., Rogers J. W., McCarthy J. J., 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 912-920.
- Harbison G. R., Gilmer R. W., 1976. The feeding rate of the pelagic tunicate, *Pegea confederata* and two other salps, *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 517-528.
- Ikeda T., 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature, *Mar. Biol.*, **85**, 1-12.
- Ivlev V. S., 1955. *Experimental ecology of the feeding of fishes*, Yale Univ. Press (1961), New Haven, 302 p.
- McAllister C. D., 1970. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production, in : *Marine Food Chains*, édité par J. H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh, 419-457.
- Nival P., 1976. Relations phytoplankton-zooplancton ; essai de modélisation. *Thèse Doct. État Sci. Nat., Univ. Paris VI*, 219 p.
- Nival P., Malara G., Charra R., Palazzoli I., Nival S., 1974. Étude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines, *J. Exp. Mar. Biol. Écol.*, **15**, 231-260.
- Parsons T. R., Lebrasseur R. J., Fulton J. D., 1967. Some observations on the dependence of zooplankton grazing on cell size and concentration of phytoplankton blooms, *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **23**, 10-17.
- Peeters J. C. H., Eilers P., 1978. The relationship between light intensity and photosynthesis. A simple mathematical model, *Hydrobiol. Bull.*, **12**, 134-136.
- Platt T., Gallegos C. L., Harrison W. G., 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton, *J. Mar. Res.*, **38**, 687-701.
- Radach G., 1983. Simulations of phytoplankton dynamics and their interactions with other system components during FLEX'76, in : *North Sea Dynamics*, édité par Sündermann and Lenz, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 584-610.
- Rassoulzadegan F., 1979. Cycles annuels de la distribution de différentes catégories de particules du seston et essai d'identification des principales poussées phytoplanktoniques dans les eaux néritiques de Villefranche-sur-Mer, *J. Exp. Mar. Biol. Écol.*, **38**, 41-56.
- Reeve M. R., 1980. Comparative experimental studies on the feeding of chaetognaths and ctenophores, *J. Plankt. Res.*, **2**, 381-393.
- Smayda T. J., 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **8**, 353-414.

