



HAL
open science

Que nous apprennent les propriétés émergentes des modèles statiques de réseaux trophiques sur le fonctionnement des écosystèmes littoraux anthropisés ?

Nathalie Niquil

► **To cite this version:**

Nathalie Niquil. Que nous apprennent les propriétés émergentes des modèles statiques de réseaux trophiques sur le fonctionnement des écosystèmes littoraux anthropisés ?. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de La Rochelle, 2005. tel-00488262

HAL Id: tel-00488262

<https://theses.hal.science/tel-00488262>

Submitted on 1 Jun 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Laboratoire de Biologie et Environnement Marins

FRE 2727 CNRS – Université de La Rochelle

~ ~ ~ ~

**Que nous apprennent les propriétés émergentes
des modèles statiques de réseaux trophiques sur
le fonctionnement des écosystèmes littoraux anthropisés ?**

~ ~ ~ ~



Nathalie Niquil

Habilitation à Diriger des Recherches en Ecologie Littorale, Section CNU67

- 8 décembre 2005 -

REMERCIEMENTS

Pour commencer, je remercie les membres du jury : les rapporteurs Cédric Bacher, Pierre Chardy et Pierre Richard, et les examinateurs Téléphore Sime-Ngando et Gérard Blanchard, d'avoir accepté de juger cette HDR.

Ce travail n'aurait jamais vu le jour sans la participation de différentes personnes que je tiens à remercier. Le travail de Maître de Conférences est aussi passionnant que frustrant du fait du constant manque de temps. C'est pourquoi les doctorants jouent un rôle essentiel pour mener à bien nos travaux de recherche. J'ai eu l'immense plaisir d'encadrer une doctorante « pas comme les autres », Delphine Leguerrier, dont l'excellent travail est à la base de la majorité des résultats présentés dans cette synthèse.

Je ne peux pas citer tous les chercheurs sur les données desquels je travaille, mais qu'ils sachent que je suis reconnaissante de la confiance qu'ils m'accordent en me confiant leurs résultats.

Merci aussi aux autres doctorants (Elise Marquis, Delphine Degré, Pierre-Yves Pascal) et aux stagiaires qui participent ou ont participé à mes recherches.

Merci à George A. Jackson et Louis Legendre de m'avoir appris à toujours rester positive dans mes recherches et à avoir confiance en moi.

Merci à Christine, Véronique, Anne, Michèle etc... pour le plaisir de travailler parmi vous.

Merci à tous les baby-sitters de Lilou et Merlin qui m'ont permis de consacrer du temps à ce rapport cet été.

Enfin, un GRAND merci à Colin pour son soutien constant et d'avoir supporté les lourdes contraintes professionnelles que mes recherches lui ont imposé depuis dix ans.

SOMMAIRE

CURRICULUM VITAE	- 6 -
ETAT CIVIL	- 6 -
ACTIVITES PROFESSIONNELLES	- 6 -
FORMATION	- 7 -
ACTIVITES ADMINISTRATIVES ET COLLECTIVES	- 8 -
ACTIVITES D'ENCADREMENT D'ETUDIANTS	- 9 -
ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT	- 10 -
DIFFUSION DE L'INFORMATION SCIENTIFIQUE	- 11 -
LISTE DES TRAVAUX.....	- 12 -
PUBLICATIONS DE RANG A	- 12 -
NOTE DE RANG B.....	- 13 -
PUBLICATIONS SOUMISES A REVUES DE RANG A	- 13 -
PUBLICATIONS EN PREPARATION.....	- 13 -
CONFERENCES INTERNATIONALES AVEC COMITE DE LECTURE	- 14 -
CONFERENCES NATIONALES.....	- 15 -
MEMOIRES ET RAPPORTS DIVERS.....	- 17 -
PARTICIPATION A DES TABLES RONDES	- 18 -
ACTIVITES DE RECHERCHE : SYNTHESE	- 19 -
PREAMBULE	- 20 -
INTRODUCTION	- 21 -
I. TRAVAUX METHODOLOGIQUES	- 26 -
I. A. <i>Construire un modèle de réseau trophique par analyse inverse</i>	- 26 -
I. A. 1. Principe de l'analyse inverse selon Vézina et Platt 1988	- 26 -
I. A. 2. Prendre en compte le temps : couplage de deux saisons	- 28 -
I. A. 3. Prendre en compte l'espace : couplage des flux d'advection et des flux trophiques	- 30 -
I. A. 4. Critique du principe de parcimonie et proposition d'une approche alternative : Monte Carlo Inverse Analysis (MCIA).....	- 31 -
I. B. <i>Analyse du modèle de réseau trophique obtenu</i>	- 33 -
I. B. 1. Analyse de sensibilité et Sensitivity Analysis Index (SAI).....	- 33 -
I. B. 2. Analyse des réseaux et analyse des chaînes de Markov	- 34 -

II.	MODELES PLANCTONIQUES ET LEUR INTEGRATION DANS L'ENSEMBLE DE LA BIOCENOSE	- 36 -
II. A.	<i>Lagon de Takapoto : fonctionnement du réseau trophique planctonique et interaction avec les huîtres perlières en culture</i>	- 36 -
II. B.	<i>Lac Biwa</i>	- 40 -
II. C.	<i>Golfe de Gascogne : bilan des connaissances sur le réseau trophique planctonique et son évolution saisonnière</i>	- 42 -
II. D.	<i>Synthèse sur les réseaux trophiques planctoniques et leur intégration dans l'écosystème</i>	- 44 -
II. E.	<i>Perspectives sur les réseaux trophiques planctoniques</i>	- 48 -
II. E. 1.	Affinement du rôle des protozoaires et intégration des poissons planctophages aux modèles inverses du Golfe de Gascogne	- 48 -
II. E. 2.	Du plancton aux prédateurs supérieurs, modélisation de l'ensemble de l'écosystème plateau continental Golfe de Gascogne	- 49 -
II. E. 3.	Lagune de Bizerte	- 50 -
III.	MODELES COUPLES BENTHOS – PELAGOS EN MILIEU MACROTIDAL MEUBLE	- 51 -
III. A.	<i>Vasière de Brouage, modèle 0D, annuel</i>	- 52 -
III. A. 1.	Description du fonctionnement	- 52 -
III. A. 2.	Application à l'étude du rôle de l'activité ostréicole dans le fonctionnement du réseau trophique	- 56 -
III. B.	<i>Etude des vasières de Brouage et de l'Aiguillon en couplant 2 saisons</i>	- 60 -
III. C.	<i>Application pour simuler un effet possible de la pollution</i>	- 64 -
III. D.	<i>Comparaison inter-écosystèmes des modèles annuels</i>	- 66 -
III. E.	<i>Couplage des flux d'advection et des flux trophiques : le cas de la vasière de Brouage, modèle 1D, 2 saisons</i>	- 69 -
III. F.	<i>Bilan des connaissances acquises sur le fonctionnement de la vasière de Brouage</i>	- 72 -
III. G.	<i>Perspectives pour les modèles benthos - pélagos</i>	- 75 -
III. G. 1.	En cours : étude du devenir de la production bactérienne	- 75 -
III. G. 2.	Comparaison Marennes-Oléron et Bassin d'Arcachon	- 76 -
III. G. 3.	Etude comparée de 2 sites plus ou moins anthropisés de l'estuaire du Mondego (Portugal)	- 76 -
III. G. 4.	Etude de la variation des indices globaux observés sur l'ensemble de ces sites en relation avec la diversité (programme MARBEF)	- 77 -
IV.	ACTIVITES D'ANIMATION DE LA RECHERCHE	- 78 -
V.	BILAN ET PERSPECTIVES GENERALES	- 81 -
V.	COLLABORATIONS ET PARTICIPATION A DES PROGRAMMES DE RECHERCHE	- 85 -
	REFERENCES	- 87 -

CURRICULUM VITAE

Etat civil

NIQUIL Nathalie

Née le 24 novembre 1971 à Paris

Nationalité française, mariée, 2 enfants nés en 2001 et 2005

Adresse personnelle : 31 Boulevard de la Jetée, 17450 Fouras

Téléphone : 05 46 82 63 76

Adresse professionnelle : LBEM, FRE 2727, CNRS - Université de La Rochelle, Pôle Sciences,
Avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle Cedex

Téléphone : 05 46 45 72 71

Fax : 05 46 45 82 64

e-mail : nniquil@univ-lr.fr

Titres : Docteur en Océanologie Biologique de l'Université de Perpignan et de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Ingénieur de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Normalienne de l'Ecole Normale Supérieure de Lyon.

Activités professionnelles

1999 – aujourd'hui **Maître de Conférences** de l'Université de La Rochelle. Laboratoire de Biologie et Environnement Marins (FRE 2727 CNRS – ULR). Spécialité : **analyse et modélisation des réseaux trophiques littoraux anthropisés**. Responsable d'équipe à partir de mars 2002 (dossier de mise en place de la FRE 2727 en 2002, puis de fusion avec le CREMA, UMR 10 CNRS – IFREMER, en 2004).

1998 – 1999 **Attachée Temporaire d'Enseignement et de Recherche** (temps plein) à l'Université de Perpignan, recherche au Laboratoire EPHE Biologie Marine et Malacologie – URA CNRS « Récifs Coralliens ».

- 1995 – 1998 **Allocation de Recherche couplée à un monitorat** de l'Université de Perpignan, recherche au Laboratoire EPHE Biologie Marine et Malacologie – URA CNRS « Récifs Coralliens ».
- 1991 – 1995 **Fonctionnaire stagiaire normalienne** de l'Ecole Normale Supérieure de Lyon.

Formation

- 1995 – 1998 **Doctorat : Étude par la modélisation du fonctionnement et de la stabilité du réseau trophique planctonique d'un lagon d'atoll (Takapoto, Polynésie française).**
Soutenance : 17 juillet 1998 à l'Université de Perpignan
Thèse de l'Université de Perpignan et de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.
Jury : Claude Combes (Président), Pierre Chardy (Rapporteur), George A. Jackson (Rapporteur), Bruno Delesalle (Co-responsable scientifique), Louis Legendre (Co-responsable scientifique), Claude Millier, Bernard Salvat (Directeur de thèse).
Mention : très honorable avec félicitations du jury.
- 1994 – 1996 **Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts (ENGREF)**
Stage au Conseil Supérieur de la Pêche et à la DIREN Île-de-France sur la prise en compte des écosystèmes aquatiques dans la planification des carrières alluvionnaires
Stage au Programme des Nations Unies pour l'Environnement (2 mois) : synthèse des normes de qualité d'eau de baignade à travers le monde, projet d'extension hors Europe du label "Pavillon Bleu"
- 1993 – 1994 **DEA d'Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques**, Université Lyon 1 (Mention B). Sujet de recherche : Structures spatiales du phytoplancton dans un lagon corallien et influences environnementales (hydrologie, météorologie) sur sa répartition. Laboratoire EPHE Biologie Marine et Malacologie. Co-encadrement B. Delesalle (EPHE), P. Legendre (Univ. Montréal, en année sabbatique à l'EPHE, Perpignan).
DEA d'Océanologie de l'EPHE
- 1991 – 1994 **Magistère de Biologie Moléculaire et Cellulaire** de l'Ecole Normale Supérieure de Lyon, mention Génétique des Populations (Mention B)

Module supplémentaire : **Biologie des Organismes Marins** (Paris 6, Roscoff)
Stage de physiologie cardio-vasculaire (2 mois)

1989 – 1991 Classes préparatoires de Biologie
Admission à l'INA Paris - Grignon et à l'ENS Lyon
Admissibilité à l'ENS Paris

Activités administratives et collectives

- 2002 – aujourd'hui **Responsable de l'Equipe 1 du LBEM** «Ecosystèmes littoraux anthropisés : structure, fonctionnement, évolution». Equipe composée de 13 chercheurs en poste (équivalent temps plein : 9,15) et de 9 doctorants. Future responsable de l'équipe REsTRO «Fonctionnement des réseaux trophiques aux interfaces continent - océan» du Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Littoraux Anthropisés (CRELA). UMR tripartite CNRS – Ifremer - Université de La Rochelle, en cours de création, par fusion des actuels LBEM et CREMA L'Houmeau.
- 2003 – aujourd'hui **Coordinatrice adjointe** du Programme National Environnement Côtier Chantier Golfe de Gascogne, auprès de Christine Dupuy.
- 2003 – aujourd'hui Bénéficiaire d'une **Prime d'Encadrement Doctoral et de Recherche** depuis octobre 2003.
- 2001 – aujourd'hui Membre de deux **Commissions de Spécialistes d'Etablissement** en biologie (depuis 2001) et en géophysique (depuis 2004).
- 2000 – 2003 **Directrice adjointe du DEA** Exploitation Durable des Ecosystèmes Littoraux depuis sa création, auprès de Gérard Blanchard.
- 2000 Participation au **comité de pilotage** pour la création de l'Institut du Littoral de La Rochelle, appelé par la suite **Institut du Littoral et de l'Environnement**.
- 1999 Participation à l'organisation du **congrès** de l'International Society for Reef Studies à Perpignan (responsable informatique)
- 1998 – 1999 Membre du **Conseil des Études et de la Vie Universitaire** de l'Université de Perpignan
- Reviewer de Marine Ecology Progress Series (4 reviews), de Limnology and Oceanography (1 review) et de Journal of Environmental Research (1 review).

Activités d'encadrement d'étudiants

Doctorats

- Leguerrier D. Etude du fonctionnement d'un écosystème exploité (bassin ostréicole de Marennes-Oléron). Construction et étude d'un modèle de réseau trophique de la vasière de Brouage (Bassin de Marennes-Oléron, France). Prise en compte de la saisonnalité et des échanges physiques pour la synthèse constructive des connaissances sur une zone intertidale d'une région tempérée. Université de La Rochelle. 80% de l'encadrement. Directeur : C. Bacher, Ifremer, CREMA L'Houmeau puis Ifremer Brest. Début en décembre 2001, soutenue le 3 mai 2005.
- Membre du comité de thèse de Claire Pusineri. Niches alimentaires et partage des ressources : les petits cétacés du golfe de Gascogne. Université de La Rochelle. Direction Vincent Ridoux, ULR. Début en octobre 2001, soutenue le 22 novembre 2005.
- Degré D. Etude du réseau trophique des vasières des réserves ornithologiques de l'anse de l'Aiguillon et définition de la capacité d'accueil pour les oiseaux limicoles hivernants. Université de La Rochelle. 10% de l'encadrement. Directeur P.G. Sauriau, CNRS, CREMA L'Houmeau.. Début en octobre 2001, fin prévue février 2006.
- Marquis E. Le microzooplancton dans le Golfe de Gascogne : importance, rôle dans le nutrition du mésozooplancton et intégration dans un modèle de réseau trophique planctonique. Université de La Rochelle. 10% de l'encadrement. Responsable scientifique C. Dupuy, ULR. Début en octobre 2003.
- El Grami B. Structure et dynamique d'une communauté planctonique lagunaire, Lagune de Bizerte (Tunisie), influence de l'anthropisation. Université de Tunis, Faculté de Bizerte. 20% de l'encadrement. Responsable scientifique A. Sakka, U. Tunis. Début en janvier 2004.
- Pascal P-Y. Etude comparée du fonctionnement trophique des vasières intertidales : rôle du réseau microbien benthique et modélisation. Université de La Rochelle. **Direction par dérogation**, co-responsables C. Dupuy, ULR, et P. Richard, CNRS, CREMA l'Houmeau. Début en octobre 2004.
- Baeta A. Characterization of the food web structure in the Mondego Estuary and development of mass balanced models for its comparison in non eutrophied vs heavily eutrophied areas. Consequences for ecosystem's management and recovery. Université de Coimbra, Portugal. 20% de l'encadrement. Directeur J.C. Marques, IMAR. Début en septembre 2005.

DEA

- Rousseau Y. Recherche expérimentale de protocoles pour l'étude de la bactériovorie chez la méiofaune protozoaire et métazoaire des vasières intertidales. DEA EDEL, Université de La Rochelle. 10 %. Février - juillet 2004.
- Leguerrier D. Modélisation par l'analyse inverse et étude par l'analyse numérique du réseau trophique d'une vasière intertidale : Brouage (Bassin de Marennes-Oléron). Université de La Rochelle. 100 %. Février - juillet 2001.
- Meynier L. Relations trophiques du Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) et du Dauphin commun (*Delphinus delphis*) de l'Atlantique Nord-Est : étude préliminaire. Université de La Rochelle. 25 %. Février - juillet 2001.

Bac + 4

- Kerleguer G. Modélisation des effets de polluants sur le réseau trophique de la vasière intertidale de Brouage. Stage post Maîtrise Université de La Rochelle. 100 % juin - juillet 2004
- Petiau A. Impact des huîtres en culture sur le réseau trophique d'une vasière intertidale : Brouage, bassin de Marennes-Oléron. Institut National d'Agronomie – Paris Grignon. 100 %. juillet - août 2002.
- Bartoli G. Realisation of a planktonic food web model at steady state of Lac Biwa (Japan) by the inverse analysis method. Stage post Maîtrise Université de Caen. 100 %. Juillet - Août 2000.
- Vauchez F-E. Etude préalable à une analyse du réseau trophique benthique du Bassin de Marennes-Oléron. Stage de Maîtrise Université de La Rochelle. 50 % (co-encadrement PG Sauriau, CNRS, CREMA L'Houmeau). Juin - Juillet 2000.

Activités d'enseignement

1999-2005 Maître de Conférence (192 à 210h ETD par an)

Enseignements effectués en 3ème cycle :

- DEA Exploitation Durable des Ecosystèmes Littoraux devenu Master Recherche : responsable du module «Analyse numérique des données écologiques et des réseaux trophiques». Réalisation de 14 h annuelles de cours / TP depuis 2000 .
- Ecole Doctorale de La Rochelle : participation au module «Outils informatiques pour la recherche». Enseignement «analyses statistiques sur XLStat» (9 h TD) et «perfectionnement sur EXCEL» (9h TD) depuis 2001.
- Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts : participation au module d'Ecologie (3h de cours) en 2000.

Enseignements effectués en 1er et 2ème cycles :

- Domaines : Méthodologie scientifique, Bio-informatique, Ecologie Marine, Ecologie des Récifs Coralliens, Bio-statistiques, Analyse Multivariée.
- Diplômes : tous de la 1^{ère} année de DEUG (Licence) à la Maîtrise (Master 1)

Autres :

Responsabilité de modules : 4 à 5 par an, en informatique, statistique ou écologie
Passage au LMD : organisation la réflexion sur les nouveaux modules en écologie.

1998-1999 ATER (192hETD)

Contribution à l'organisation d'une nouvelle maquette de la maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes de l'Université de Perpignan et en particulier de son option "Ecosystèmes Marins" (contact entre l'Ecole Pratique des Hautes Etudes et l'Université de Perpignan)

Mise en place, des cours et des TP en analyse numérique appliquée aux données écologiques, en écologie fondamentale et en génétique des populations de cette maîtrise.

Réalisation d'un cours sur les réseaux trophiques en milieu corallien et d'un TP concernant leur modélisation, dans le module du DEA d'Océanologie Biologique, dispensé par l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.

1995-1998 Monitorat (64hETD par an)

Domaines enseignés : biologie animale, cellulaire et génétique

Participation à l'enseignement de l'EPHE sur les récifs coralliens, dans le cadre du DEA d'Océanologie Biologique, sur les méthodes numériques employées pour étudier les structures en écologie des récifs coralliens.

Diffusion de l'information scientifique

Participation à la **Science en Fête** : conférence-débat sur les récifs coralliens et leurs menaces (octobre 2002).

Conférence de vulgarisation sur le fonctionnement écologique des récifs à l'E.C.O.L.E. de la mer (aquarium de La Rochelle) (mai 2003).

Organisation d'une exposition sur les récifs coralliens présentée au Muséum d'Histoire Naturelle de Perpignan, au Siège du CNRS, au Ministère de l'Education Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, au Ministère de l'Environnement et au Centre de la Mer, Nausicaa (recherche de fonds en 1995, exposition présentée à partir de septembre 1996).

LISTE DES TRAVAUX

Publications de rang A

- P.1) **Niquil** N, Jackson GA, Legendre L, Delesalle B (1998) Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* 165: 17-29
- P.2) **Niquil** N, Arias-González JE, Delesalle B, Ulanowicz RE (1999) Characterization of the planktonic food web of Takapoto Atoll lagoon, using network analysis. *Oecologia*, 118 : 232-241
- P.3) Sasal P, **Niquil** N, Bartoli P (1999) Community structure of digenean parasites of sparid and labrid fishes of the Mediterranean sea: a new approach. *Parasitology*, 119 : 635 – 548
- P.4) Amarista M, **Niquil** N, Balzan C, Pointier JP (2001) Interspecific competition between freshwater snails of medical importance: a Venezuelan example. *Comptes Rendus Académie des Sciences Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 324 : 1-6
- P.5) **Niquil** N, Pouvreau S, Sakka A, Legendre L, Adessi L, Le Borgne R, Charpy L, Delesalle B (2001) Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Aquatic Living Resources* 14(3) : 165-174
- P.6) Sakka S, Legendre L, Gosselin M, **Niquil** N, Delesalle B (2002) Carbon budget of the planktonic food web in an atoll lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Journal of Plankton Research* 24 : 301-320
- P.7) Leguerrier¹ D, **Niquil** N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O, Bacher C (2003) Food web numerical analysis of an intertidal mudflat ecosystem: Brouage, Marennes-Oléron Bay, France. *Marine Ecology Progress Series* 246 : 17-37
- P.8) Leguerrier D, **Niquil** N, Petiau A, Bodoy A (2004) Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology Progress Series* 273 : 147-162
- P.9) Leguerrier D, Bacher C, Benoît E, **Niquil** N (sous presse) A probabilistic approach of flow-balanced network based on Markov chains. *Ecological Modelling*. Acceptée le 30 août 2005.

¹ Les noms soulignés sont ceux d'étudiants dont j'ai encadré le travail.

- P.10) Degré D, Leguerrier D, Armynot du Chatelet E, Rzeznik J, Auguet J-C, Dupuy C, Marquis E, Fichet D, Struski C, Joyeux E, Sauriau P-G, **Niquil N** (en révision) Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat (France). Estuarine Coastal and Shelf Science. Acceptée avec révisions le 22 septembre 2005.

Note de rang B

- P.11) **Niquil N** (1995) Structures spatiales du phytoplancton dans un lagon corallien et influences environnementales (hydrologie, météorologie) sur sa répartition. Journal de recherche Océanographique, 20 (3-4) :150-151

Publications soumises à revues de rang A

- P.12) **Niquil N**, Kerleguer G, Leguerrier L, Richard P, Legrand H, Dupuy C, Pascal PY, Bacher C (soumise aux Cahiers de Biologie Marine) How would the loss of production due to an herbicide have repercussions in the food web of an intertidal mudflat ? Sensitivity analysis of an inverse model for Brouage mudflat, Marennes-Oléron Bay, France.

Publications en préparation

- P.13) **Niquil N**, Bartoli G, Urabe J, Jackson GA, Legendre L, Dupuy C, Kumagai K (pour soumission à Freshwater Biology) Carbon steady-state model of the planktonic food web of Lake Biwa, Japan.
- P.14) Marquis E, **Niquil N**, Hartmann HJ, Delmas D, Herbland A, Sautour B, Labry C, Bonnet D, Carlotti F, Laborde P, Dupuy C (pour soumission à Aquatic Microbial Ecology). Planktonic food web dynamics related to phytoplankton bloom development within the Bay of Biscay, France.
- P.15) **Niquil N** (in prep) Parsimony in food webs ?
- P.16) **Niquil N**, Leguerrier D, Degré D, Sauriau PG (in prep) Comparison using network analysis of two mudflat food webs: Aiguillon Brouage and Brouage Mudflat (France).
- P.17) Dupuy C, Pastoureaud A, **Niquil N**, Rickaert M (in prep) HPLC and cell microscopy characterization of the phytoplankton communities and environmental influence in a coastal pond.

Conférences internationales avec comité de lecture

La plupart des participations à conférences nationales et internationales sont des communications orales. Le terme *poster* est indiqué lorsqu'il s'agit non pas d'un oral mais d'une communication affichée.

- C.1) **Niquil** N, Sakka A, Jackson GA, Delesalle B, Legendre L (1997) Food-web analysis of the plankton ecosystem in the lagoon of Takapoto Atoll, French Polynesia. The American Society for Limnology and Oceanography, Aquatic Science Meeting, Santa Fe, 10-14 February 1997. p 252 *poster*
- C.2) **Niquil** N, Sakka A, Legendre L, Delesalle B (1998) Trophic structure and stability of the planktonic food web of an atoll lagoon (Takapoto, French Polynesia) International Society for Reef Studies European Meeting, Perpignan, 1-4 September 1998. p 135
- C.3) **Niquil** N (1999) Advantages and limits of the use of inverse analysis for the study of the planktonic food web in the lagoon of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) The American Society for Limnology and Oceanography, Aquatic Science Meeting, Santa Fe, 1-5 février 1999. **Communication invitée.** p 131
- C.4) **Niquil** N, Pouvreau S, Sakka A, Legendre L, Delesalle B (2000) Field and Numerical study of the planktonic food web in Takapoto Atoll lagoon (French Polynesia): implications for the farming of pearl oysters. 9th International Coral Reef Symposium, 23-27 October 2000, Bali, Indonesia
- C.5) **Niquil** N., Petiau A., Leguerrier D., Bodoy A. (2002) Impact des cultures d'huîtres sur le réseau trophique d'une vasière intertidale (Brouage, Bassin de Marennes-Oléron). 5e Congrès International de Limnologie-Océanographie (CILO) , 9-12 septembre 2002, Institut océanographique, Paris. *poster*
- C.6) **Niquil** N, Labry C, Delmas D, Bonnet D, Dupuy C, Sautour B, Herband A (2003) Inverse analysis modelling of the carbon flows in the planktonic food web of the bay of Biscay. EGU-AUG Joint assembly, Nice 6-11 avril 2003. **Conférence invitée transformée en poster suite à l'annulation de la session.** *poster*
- C.7) Franc A, Leguerrier D, **Niquil** N, Dewar R (2003) Trophic webs and MEP (Maximum Entropy Production) ? MEP Workshop, 3-4 April 2003, INRA Bordeaux-Aquitaine, France
- C.8) Leguerrier, D., **Niquil**, N., Pouvreau, N., Brenon, I., Bacher, C. (2003) Food web modeling of an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay (France): combination of transport and trophic fluxes. Estuaries on the Edge, Convergence of Ocean, Land and Culture: ERF 2003, 17th biennial conference of the Estuarine Research Federation, Seattle (2^{ème} prix des étudiants). September, 14-18th, 2003

- C.9) Marquis E, **Niquil N**, Delmas D, Herbland A, Hartmann H J, Sautour B, Bonnet D, Labry C, Dupuy C (2004) The Bay of Biscay planktonic food web properties : comparison of 6 spatio-temporal situations according to their position from the winter bloom. IX Colloque International d'Océanographie du Golfe de Gascogne "A l'heure du Prestige" Université de Pau et des Pays de l'Adour, Pau France : 10-12 Juin 2004

Conférences nationales

- C.10) **Niquil N** (1994) Structure spatiale du phytoplancton dans un lagon d'atoll (Mataiva, Polynésie française), influence des facteurs environnementaux. 20^{ème} Colloque de l'Union des Océanographes de France, Échelles Spatiales et Temporelles, dans l'Océan. Méthodes et Problèmes. Paris, novembre 1994.
- C.11) **Niquil N** (1999) Utilisation de l'analyse inverse pour modéliser le réseau trophique planctonique du lagon de Takapoto. Journées de l'Écologie Fonctionnelle, la Grande Motte, 15-17 mars 1999.
- C.12) **Niquil N** (1999) Introduction to inverse modelling in aquatic ecology. 3rd CRAB Workshop (Cyanobacteria Risk Assessment in lake Biwa), Otsu, Japon, 15-17 décembre 1999.
- C.13) **Niquil N**, Sakka A, Pouvreau S, Adessi L, Legendre L, Delesalle B (1999) Bilan sur la modélisation du lagon de Takapoto : réseau trophique planctonique, intégration des nacres et de leurs compétiteurs. Colloque du Programme Général de Recherche sur la Nacre II, Papeete, 20 octobre 1999.
- C.14) **Niquil N** (2000) Etude des réseaux trophiques par l'analyse inverse. GDR COREV "Modèles et théories pour le contrôle de ressources vivantes et la gestion des systèmes écologiques" Ecole de printemps, Grignon, 9-12 mai 2000.
- C.15) **Niquil N**, Pouvreau S, Sakka A, Adessi L (2000) Réseau trophique pélagique et capacité trophique d'un lagon perlier (Takapoto, Polynésie française). Journées de l'Ecologie Fonctionnelle, La Londe-les-Maures, 7-10 mars 2000.
- C.16) **Niquil N.**, Legendre L. (2001) Carbon steady-state model of the planktonic food web in Lake Biwa. 4th CRAB Workshop (Cyanobacteria Risk Assessment in lake Biwa), Otsu, Japon mars 2001.
- C.17) Leguerrier D, **Niquil N** (2002) Modélisation par l'analyse inverse et étude par l'analyse des réseaux du réseau trophique d'une vasière intertidale. Journées de l'écologie fonctionnelle. Gordon, 6-8 mars 2002.

- C.18) Leguerrier D, **Niquil N**, Bacher C (2002) Modélisation d'un réseau trophique : la vasière de Brouage (Marennes-Oléron, France). GDR COREV "Modèles et théories pour le contrôle de ressources vivantes et la gestion de systèmes écologiques". Berder, 27-31 mai 2002.
- C.19) Leguerrier D, Bacher C, **Niquil N** (2002) Couplage d'un modèle 1D et d'un modèle de réseau trophique obtenu par analyse inverse : l'exemple de la vasière de Brouage (Marennes-Oléron, France) XXII^{ème} séminaire de la Société Francophone de Biologie Théorique. Saint-Flour, 10-12 juin 2002
- C.20) **Niquil N**, Sakka A, Loret P, Legendre L, Le Gall S, Delesalle B (2002) Rôle des protistes dans le réseau trophique d'un lagon d'atoll perlicole (Takapoto, archipel des Tuamotu). Les protistes dans le monde aquatique, 40^{ème} reunion du Groupement des Protistologues de langue Française. La Rochelle, 29-31 mai 2002.
- C.21) Bacher C, Struski C, Leguerrier D, **Niquil N**, Guarini JM, Richard P (2002) Modélisation des flux de matière dans un réseau trophique : cas de Marennes-Oléron. Colloque du Défi Golfe de Gascogne, Brest, 11-13 décembre 2002.
- C.22) **Niquil N**, Leguerrier D, Petiau A, Bodoy A (2003) Rôle des huîtres cultivées dans le fonctionnement écologique d'une vasière intertidale (bassin de Marennes-Oléron) : étude du réseau trophique par analyse inverse. Journées de l'Écologie Fonctionnelle, Nancy, 11-14 mars 2003.
- C.23) **Niquil N** (2003) Présentation d'une ACI d'écologie quantitative : Approche intégrée du devenir de la production primaire dans les écosystèmes littoraux semi-fermés de type macrotidal. Reunion du groupement CoReV "Modeles et theories pour le controle de ressources vivantes et la gestion de systemes ecologiques", 2003, INAPG, Paris, France, 16-17 janvier 2003.
- C.24) Leguerrier D, Degré D, **Niquil N**, Sauriau P-G (2004) Modélisation par l'analyse inverse du réseau trophique de la Baie de l'Aiguillon. "Journées d'Écologie Marine" de la SFE, Muséum d'Histoire Naturelle, Nantes, 23- 24 juin 2004.
- C.25) Leguerrier D, **Niquil N**, Bacher C, Auguet JC, Huet V, Montanié H, Delmas D, Dupuy C, Richard P (2004) Modélisation par analyse inverse du réseau trophique de la vasière intertidale de Brouage : prise en compte de l'espace et des saisons. Zones ateliers PEVS/INSU Baie du Mont-St-Michel, Vasière de Brouage, Colloque de restitution. La Rochelle, 3-4 novembre 2004.
- C.26) **Niquil N**, Kerleguer G, Leguerrier D, Richard P, Legrand H, Bacher C (2004) Simulation par un modèle inverse de la répercussion sur l'ensemble du réseau trophique, de l'effet d'un herbicide sur la production primaire, en vasière de Brouage. Zones ateliers PEVS/INSU Baie

du Mont-St-Michel, Vasière de Brouage, Colloque de restitution La Rochelle 3-4 novembre 2004.

C.27) Leguerrier D, Niquil N, Franc A (2005) Régulation des réseaux trophiques et parcimonie. Journées de l'Ecologie Fonctionnelle, Clermont Ferrand 8-10 Mars 2005

Mémoires et rapports divers

La rédaction de divers rapports est liée à ma charge de responsable d'équipe depuis mars 2002 (contrats quadriennaux):

- perspectives de l'équipe 1 du LBEM, en 2002
- rapport d'activité de l'équipe 1 du LBEM en 2004,
- perspectives de l'équipe REStRO du CRELA en 2004.

Outre la réponse à des appels d'offre à titre personnel (contrat IFREMER pêche-ostréiculture, Cyanobacteria Risk Assessment in Lake Biwa, PNEC Golfe de Gascogne, BQR, participation à l'élaboration d'un projet européen du 5^{ème} PCRD non retenu SUMMER, Liteau 1 non retenu), j'ai aussi participé à la réponse à différents appels d'offre pour l'ensemble de l'équipe 1 du LBEM (ACI Ecologie Quantitative, ACI-ECCO, ORE, PNEC Littoral Atlantique, Liteau 2 non retenu).

Cette charge de rédaction a aussi concerné mon rôle de coordinatrice adjointe du chantier Golfe de Gascogne du PNEC auprès de Christine Dupuy, depuis 2003.

Dupuy C, **Niquil N** (2005) PNEC Chantier Golfe de Gascogne, état d'avancement des travaux.

Dupuy C, **Niquil N** (2004) PNEC Chantier Golfe de Gascogne, état d'avancement des travaux.

Niquil N (2001) Interactions entre les activités de Pêche et de Conchyliculture : rôle du réseau trophique naturel dans cette interaction, étude préalable par la modélisation à l'équilibre. Mars 2001, rapport intermédiaire. Septembre 2001, rapport final. Contrat Ifremer.

Niquil N (2001) Construction of a model of organic matter flows in the planktonic food web of Lake Biwa, in order to understand the factors which influence the development of *Microcystis*. Rapport intermédiaire mars 2000, rapport final mars 2001. Contrat Lake Biwa Research Institute.

Niquil N (1998) Étude par la modélisation du fonctionnement et de la stabilité du réseau trophique planctonique d'un lagon d'atoll (Takapoto, Polynésie française). Thèse de doctorat de l'Université de Perpignan et de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, 235p

Delesalle B, Sakka A, **Niquil N**, Legendre L, Leblanc B, Gosselin M (1997) La modélisation des crises dystrophiques : un outil pour la prévention des mortalités massives de nacres. Association

Naturalia et Biologia, EPHE, Etablissement pour la Valorisation des Activités Aquacoles et Maritimes, 35p

Niquil N (1996) “ La vie dans les récifs coralliens ” : Organisation d’une exposition grand public depuis un laboratoire de recherche en écologie marine. Rapport ENGREF. 64p

Niquil N (1996) Première année de thèse : Modélisation du réseau trophique planctonique d’un lagon d’atoll dans le but d’étudier l’influence des nacres en culture sur les crises dystrophiques. Rapport ENGREF. 21p

Niquil N, Vesque S, Vion PY (1995) Stratégie de prise en compte des écosystèmes aquatiques dans la planification des carrières alluvionnaires (Bassin Seine Normandie). Rapport ENGREF, Conseil Supérieur de la Pêche et DIREN Ile de France, 28p

Niquil N (1995) Bathing water quality: a world-wide synthesis on the standards, their implementation, and the state of the marine pollution. Rapport ENGREF, Fondation pour l’Éducation à l’Environnement en Europe, Programme des Nations Unies pour l’Environnement (UNEP), 60p

Niquil N (1994) Structures spatiales du phytoplancton dans un lagon corallien et influences environnementales (hydrologie, météorologie) sur sa répartition. Rapport de stage de recherche. DEA Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques, Université Claude Bernard Lyon 1, 40p. Ecologie du phytoplancton des lagons d’atolls. Influence des facteurs mésologiques sur la structure spatiale et la composition. Rapport Bibliographique, 36p.

Participation à des tables rondes

Prospective du Programme National Environnement Côtier, 27-29 octobre 2003, Dourdan

Programme Typatoll, ORSTOM-PNRCo, 28-31 août 1998, Perpignan

Trophic Capacity of an Estuarine Ecosystem. 7-10 octobre 1996, Plymouth, UK

Programme National Récifs Coralliens. 9-11 décembre 1996, Marseille

ACTIVITES DE RECHERCHE : SYNTHESE

Préambule :

La spécialité acquise au cours de ma thèse et que je conserve encore aujourd'hui est la modélisation des systèmes écologiques, sous l'angle des bilans de matière dans les réseaux trophiques. La nature de ces travaux fait que mon travail repose sur des résultats de recherches concernant divers compartiments et processus. Je dépends donc des résultats de nombreux chercheurs et de la façon dont la recherche est organisée. Seule la complémentarité des travaux sur un écosystème me permet de m'y intéresser. Mon travail se fait en proche collaboration avec les chercheurs et les résultats de mes travaux me permettent de leur renvoyer des questions sur leur objet d'étude. Ces échanges m'ont donné localement une place particulière dans le réseau des chercheurs. C'est pour cette raison, et du fait de la vision d'ensemble de la biocénose acquise par mes recherches, que Gérard Blanchard, Directeur du Laboratoire de Biologie et Environnement Marins (LBEM), m'a proposé en mars 2002 de devenir responsable d'une équipe au sein du laboratoire. Cette activité collective d'animation de la recherche est directement liée à mon activité de recherche personnelle et sera donc présentée dans cette synthèse.

Les travaux de recherche présentés ci-après vont du début de ma thèse, en septembre 1995, à aujourd'hui. Ils correspondent à des résultats acquis, en cours ou programmés, ou encore à des réflexions scientifiques. La majorité de ces travaux a été menée par des étudiants en Doctorat ou Master, et mon activité a alors consisté à les encadrer, parfois en collaboration avec d'autres chercheurs (voir CV et partie V. « Collaborations et programmes de recherche »).

Introduction :

Le développement industriel et démographique humain, que connaissent les deux derniers siècles, a été accompagné d'un impact croissant de l'homme sur son environnement. Ce développement s'est accompagné d'une lente prise en compte de la nécessité de comprendre le fonctionnement de cet environnement, mais aussi de le préserver et d'adapter les activités humaines non seulement à l'état actuel de l'écosystème mais aussi à son état futur souhaité. Une telle prise en compte est cependant difficile du fait de la très grande complexité des écosystèmes. Cette complexité est liée à l'interaction entre un milieu physique et de nombreux composants biologiques, à des interactions de nature très variée entre composantes biologiques, et à des variations dans l'espace et le temps. L'étude d'un tel système complexe demande donc de faire des choix et de gérer le trade-off correspondant à une certaine dose non extensible de moyens disponibles (humains, financiers ...).

De tels réseaux ont été l'objet d'approches numériques variées : études de réseaux statiques binaires (ou « food web analysis »), réseaux statiques quantifiés (ou « network analysis ») ou encore modèles dynamiques (Gaetke 1995). Ces deux dernières approches se sont développées en parallèle. Les modèles statiques connaissent surtout un succès croissant avec le développement d'une approche « clé en main » basée sur le logiciel ECOPATH (Walters et al. 1997), et celui, plus confidentiel, des approches en analyse inverse (Vézina et Platt 1988), basée sur l'optimisation sous contrainte. Les modèles dynamiques sont au centre du développement interdisciplinaire de modèles d'écosystèmes, prenant en compte aussi bien le réseau trophique que les forçages physiques (Moll et Radach 2003). Enfin, un quatrième type d'approche est apparu plus récemment, s'intéressant à l'aspect évolutif en prenant en compte les échelles de temps plus longues que dans ceux précédemment cités, on parle alors de modèles d'évolution (« evolutionary models », Drossel et McKane 2003).

Le choix de la modélisation statique des réseaux trophiques revient, le plus souvent, à favoriser la complexité biologique en négligeant les variabilités temporelle et spatiale, les interactions physique - biologie et enfin les nombreuses interactions biotiques inter- et intra-spécifiques ne correspondant pas à une relation de consommation. C'est ce choix que j'ai fait à travers l'ensemble de mes travaux de recherche, même si certaines améliorations des approches

numériques employées avaient pour but de prendre en compte, en partie, certains de ces aspects de la complexité, négligés précédemment.

L'analyse des réseaux trophiques statiques permet de dégager un certain nombre de propriétés émergentes. Une propriété émergente est une propriété d'un système non directement déductible des propriétés de ses parties isolées (d'après Frontier et al. 2004). Quand on construit un schéma de réseau trophique, on associe un grand nombre d'informations sur les compartiments trophiques, issues de recherches locales ou non. La méthode de modélisation statique employée, qui sera présentée par la suite, est une analyse inverse : son principal intérêt est de prendre en compte ces 2 types d'information (locales ou générales). Ces informations sont des propriétés de chaque compartiment trophique. Leur mise en commun et l'utilisation d'outils de calcul, pour construire et analyser un modèle statique de réseau trophique, permet de renseigner de nouvelles propriétés des compartiments dans le réseau trophique, ou de l'ensemble du réseau (Figure 1) : propriétés émergentes car conséquentes à la vision intégrée de l'ensemble du réseau trophique. Cette vision n'est donc ni uniquement réductionniste, ni uniquement holistique, mais est qualifiée de systémique (Frontier et al. 2004).

Prenons quelques exemples afin d'illustrer cette notion. Sur le plan des propriétés des compartiments, on va utiliser une estimation de la valeur d'un flux de consommation annuelle de A par B. Cependant seule l'intégration de A et B au réseau trophique dans son ensemble permet de caractériser l'interaction de A et B par l'ensemble des voies directes (consommation de A par B) mais aussi indirectes (e.g. A rejette des débris consommés par B) ce qui permettra de caractériser un taux de transfert total de A vers B. Sur le plan des propriétés globales du réseau trophique, citons par exemple, les différents indices caractérisant la complexité, l'efficacité de transfert entre échelons trophiques, le recyclage... Toutes ces propriétés n'étant caractérisables qu'à travers une vision d'ensemble des flux.

Ces propriétés émergentes sont au cœur de ma réflexion d'écologie. Les questions posées sont les suivantes :

- En quoi ces propriétés émergentes permettent-elles de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes ?
- Sont-elles indicatrices d'une action humaine ou d'un état d'évolution de l'écosystème ?

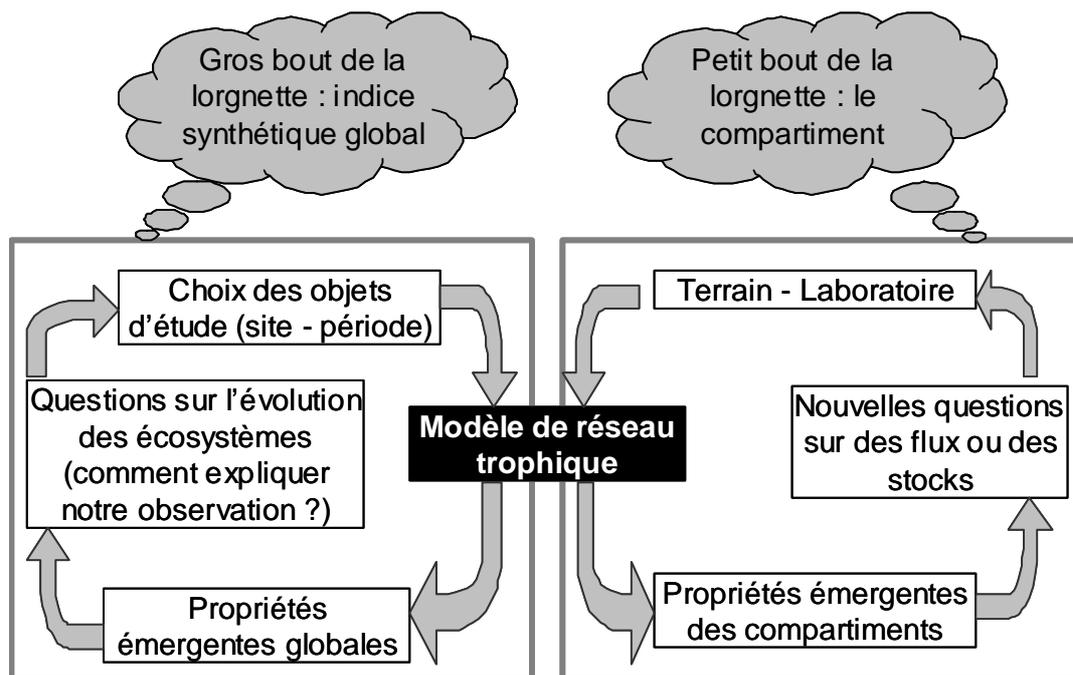


Figure 1: Analyse du fonctionnement de l'écosystème par description des structures trophiques, schématisation de la démarche.

Seule la première question a, à ce jour, été abordée. Je me suis en effet cantonnée à une approche descriptive de quelques réseaux trophiques afin de répondre à deux questions :

- Comment fonctionne l'écosystème ?
- Quelle place est prise par l'homme dans ce fonctionnement ?

Cette approche descriptive est en effet nécessaire, en multipliant les systèmes étudiés et la variété des états d'évolution et d'anthropisation, afin de se placer dans une optique d'écologie comparative. On espère ainsi expliquer les propriétés émergentes observées, en prenant en compte les forçages divers de l'environnement, dont celui potentiellement problématique de l'homme, et ainsi aborder le domaine complexe de l'évolution des écosystèmes.

Mon travail consiste donc à construire et analyser un certain nombre d'états moyens de réseaux trophiques afin de caractériser le fonctionnement de l'écosystème sur la période et le site considéré. Selon les types d'écosystèmes et les activités humaines ciblées, seule une partie de la biocénose (plancton + compartiments en interaction directe) ou son ensemble (benthos + pelagos) a été pris en compte. Outre un travail d'évolution des méthodes nécessitant des collaborations interdisciplinaires (et la mise en œuvre d'une thèse par une étudiante de formation aussi bien en mathématiques et physique qu'en écologie, Delphine Leguerrier), la partie de construction des schémas de réseaux a nécessité une interaction étroite avec de très nombreux chercheurs. Tous les résultats présentés par la suite correspondent donc à des travaux de synthèse, réalisés grâce à la confiance accordée par les chercheurs travaillant sur les sites modélisés. Ils m'ont aussi permis de leur renvoyer de nouvelles questions.

Dans une première partie, je présenterai les principaux outils numériques employés, en quoi il me paraissait nécessaire de les faire évoluer, et les nouvelles méthodes proposées. Dans une deuxième partie, seront présentés les résultats sur les modèles d'écosystèmes où la colonne d'eau paraît dominante dans le fonctionnement écologique et du fait des activités humaines principales. Ces modèles sont donc à dominance planctonique, même si certains compartiments non planctoniques, mais en interaction directe avec le plancton, sont inclus. En troisième partie je présenterai les résultats des travaux sur des systèmes à forte composante benthique, où les interactions benthos - pélagos sont prises en compte et où certains aspects des interactions physique – biologi

e aussi seront considérés. En quatrième partie, je présenterai mon travail d'animation de la recherche lié à ma fonction de responsable d'équipe. Pour finir, la cinquième partie présentera un bilan et une réflexion sur mes perspectives de recherche pour les années à venir et mes espoirs en termes de passage d'une étape actuelle de description des propriétés émergentes des écosystèmes à une étape d'explication des propriétés observées par la comparaison d'écosystèmes.

I. Travaux méthodologiques

La méthode employée au cours de ma thèse, puis des travaux sur le plancton qui ont suivi, faisait appel à deux approches complémentaires : l'analyse inverse telle que développée par Vézina et Platt (1988) pour construire des schémas (on parlera de modèles statiques) de réseaux trophiques et l'analyse des réseaux selon Ulanowicz (1986) pour analyser les propriétés de ces modèles statiques. Lors de mon recrutement comme Maître de Conférences à l'Université de La Rochelle, la demande du LBEM était que je travaille sur l'écosystème phare de ce laboratoire : les vasières intertidales tempérées des Pertuis Charentais, avec une approche écosystémique couplant benthos et colonne d'eau. Je me suis alors posée la question de l'intérêt de conserver les outils cités. L'alternative aurait été de passer à une approche dynamique en équations différentielles couplées. Mon choix de conserver les approches de ma thèse a été guidé par mon souhait de prendre en compte un maximum de compartiments afin de passer à une vision de l'écosystème dans son ensemble, quitte à rester moins précise pour la prise en compte des processus. Ceci me permettait aussi d'être complémentaire des approches déjà appliquées par Cédric Bacher et Jean-Marc Guarini couplant flux biologiques et physiques dans des approches dynamiques, mais, dans les deux cas, limitant le nombre de compartiments pris en compte. Ce choix de conserver une approche en modèles statiques imposait cependant de modifier les outils numériques, en particulier pour les adapter aux écosystèmes macrotidaux des Pertuis Charentais. Ce travail faisait donc partie du cahier des charges de la thèse de Delphine Leguerrier, auquel elle a brillamment répondu.

I. A. Construire un modèle de réseau trophique par analyse inverse

I. A. 1. Principe de l'analyse inverse selon Vézina et Platt 1988

L'analyse inverse est une méthode basée sur le principe de la régression. Elle permet le calcul de valeurs inconnues à partir de valeurs connues et d'un modèle présumé. Prenons le cas d'une grandeur connue pour les points d'une surface et variant selon une équation dépendant des

coordonnées spatiales. La forme du modèle est connue, par analogie avec d'autres études, mais les valeurs des paramètres ne sont pas fixées. Pour certains points, les valeurs des variables sont connues car des mesures ont été faites. L'analyse inverse va permettre le calcul des paramètres du modèle, puis de valeurs attendues selon ce modèle aux points où les mesures des variables n'ont pu être faites. Le calcul des paramètres repose sur le principe des moindres carrés. La méthode employée par Vézina et Platt (1988) diffère de cet exemple par le fait que le type de modèle ne correspond pas à une équation mathématique, mais à un schéma de boîtes (les compartiments) et de flèches (les flux possibles de matière organique). Dans le cas classique de la modélisation, les mesures des variables permettent la mise au point d'une expression mathématique. Ici, c'est l'expression mathématique présumée qui permet l'estimation des valeurs des variables n'ayant pu être mesurées. Pour cette raison, la méthode se nomme « modélisation inverse » (Vézina 1989).

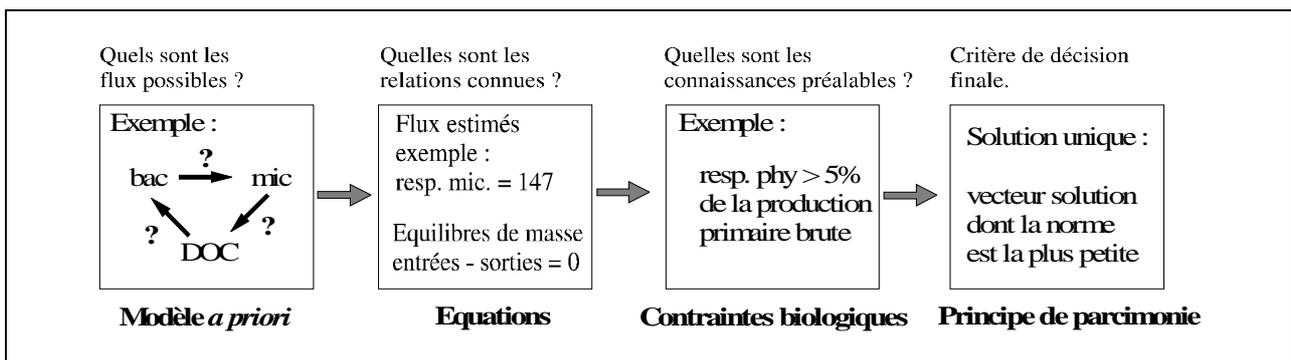


Figure 2 : principe de l'analyse inverse (d'après Vézina et Platt 1988). Abréviations employées : bac = bactéries, mic = microzooplancton, DOC = carbone organique dissous, resp. mic. = respiration du microzooplancton, resp. phy. = respiration du phytoplancton.

L'analyse inverse a été introduite en écologie pour l'étude des flux des réseaux trophiques planctoniques (Vézina et Platt 1988). Son principe est résumé en Figure 2. Le modèle est, dans ce cas, un schéma en compartiments et flèches, ces dernières correspondant à tous les flux possibles entre les compartiments. Les paramètres dont on cherche à déterminer la valeur correspondent aux différents flux. Généralement, le système est considéré comme se trouvant à l'état stationnaire, c'est-à-dire que les compartiments ont une masse constante. Pour chaque compartiment, une équation

stipule que la somme des flux y entrant est égale à la somme des flux en sortant. A ces équations d'équilibre de masse s'ajoutent des équations qui correspondent à des déterminations de terrain, qui permettent d'attribuer une valeur soit à un flux, soit à une combinaison linéaire de flux. Cet ensemble d'équations contient, dans la plupart des cas, un nombre d'équations inférieur au nombre de paramètres inconnus et est donc sous-déterminé. Le système d'équation peut s'écrire $A * F = b$, avec F = vecteur des inconnues (les flux), A = matrice des coefficients des combinaisons linéaires et b = constantes des équations.

En plus des différentes équations, un deuxième type de contraintes est pris en compte : des intervalles, où des valeurs limites supérieures ou inférieures sont fixées, pour les flux, combinaisons linéaires ou ratios de flux, en fonction d'informations tirées de la littérature. L'application de ces « contraintes biologiques », réduit l'espace des solutions à celui des solutions biologiquement réalistes, d'après les connaissances établies. Comme ci-dessus, on peut écrire ces inéquations sous forme matricielle $G * F \geq h$, avec G = matrice des coefficients des combinaisons linéaires et h = constantes des inéquations.

Il est nécessaire de recourir à un dernier critère pour faire le choix final d'une solution unique. Ce critère est basé sur le principe de parcimonie. Ce principe mathématique suppose que la meilleure solution est celle dont la norme euclidienne est la plus petite. Dans le cas présent, la solution conservée est celle dont la somme des carrés des flux est la plus faible.

I. A. 2. Prendre en compte le temps : couplage de deux saisons

Les travaux publiés jusqu'à ce jour en Analyse Inverse telle que développée par Vézina et Platt (1988) correspondent à des périodes couvrant une année moyenne. Devant la grande variabilité saisonnière de nos littoraux tempérés, et la bonne couverture temporelle des données disponibles, nous avons souhaité modéliser le réseau trophique en couplant deux saisons. Les biomasses devaient s'équilibrer sur une année mais on autorise des variations entre les saisons. Les deux saisons devaient être couplées sans hiérarchie (pas de dominance de l'une sur l'autre dans le calcul). Les informations prises en comptes, sous forme d'égalités ou d'inégalités, devaient en outre pouvoir concerner l'une ou l'autre saison ou l'ensemble de l'année. La méthode, développée au cours de la thèse de Delphine Leguerrier, est résumée en Figure 3 (Leguerrier 2005, Degré et al. en révision).

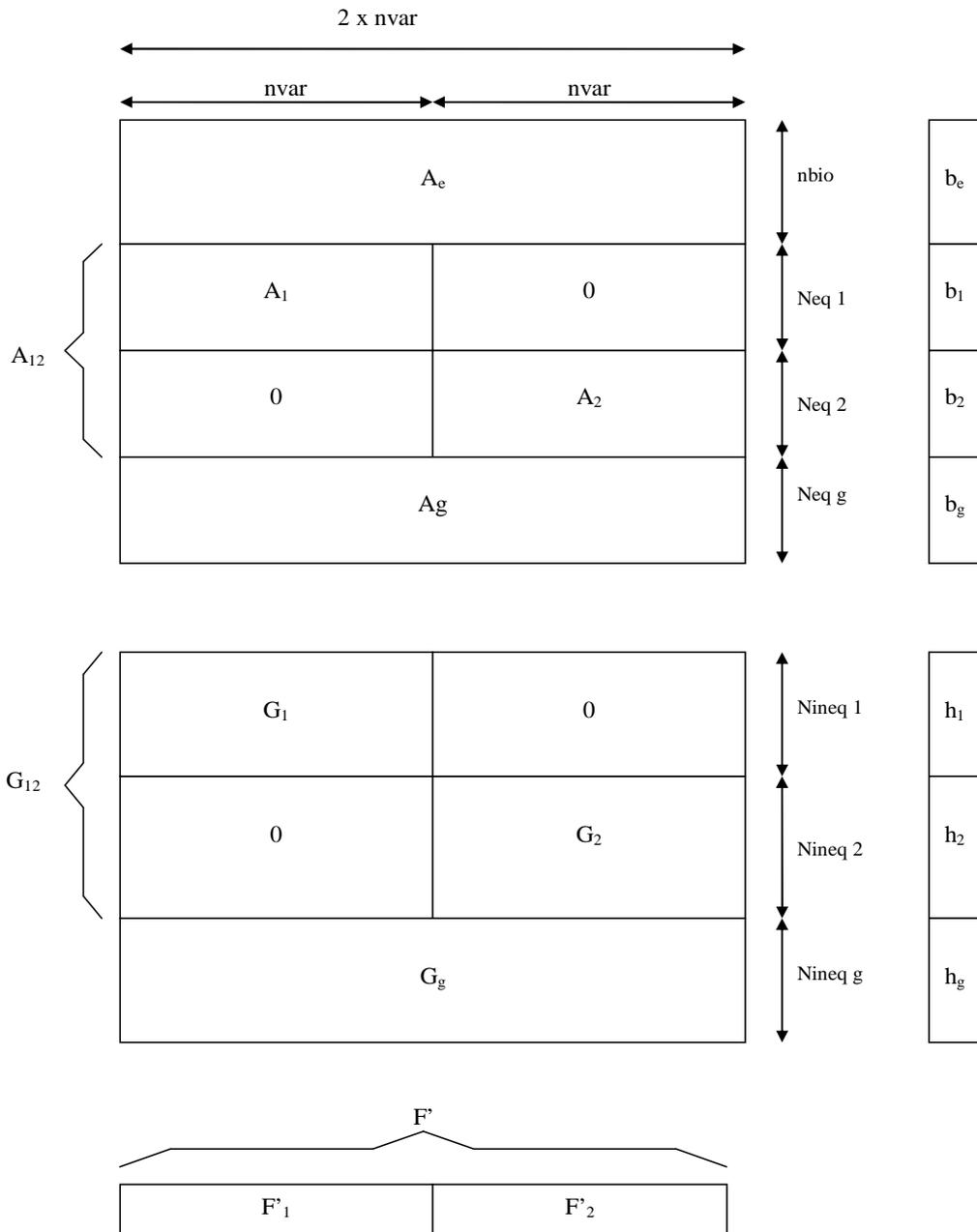


Figure 3 : Principe de la construction des matrices d'équations (A) (en haut) et d'inéquations (G) (au milieu) pour l'analyse inverse couplée des deux modèles saisonniers s1 et s2 (Leguerrier 2005). Les indices 1 et 2 se réfèrent aux saisons s1 et s2, l'indice g aux informations générales concernant toute l'année, l'indice e aux informations sur l'équilibre de masse. nvar = nombre de flux possibles dans le modèle a priori Neq = nombre d'équations, Nineq = nombre d'inéquations et nbio = nombre de compartiments.

L'algorithme de résolution reste le même que celui de la méthode de Vézina et Platt (1988) (Figure 2), mais la méthode repose sur le couplage des matrices saisonnières et annuelles qui permet la construction d'une nouvelle matrice A (Figure 3, haut), une nouvelle matrice G (Figure 3, milieu) et le nouveau vecteur de flux inconnus F, ici présenté par son transposé F' (Figure 3, bas). F' se décompose en flux de la première saison (F'₁) et de la seconde saison (F'₂).

Le calcul repose donc, comme précédemment, sur un système d'équations et un système d'inégalités, composés des éléments suivants :

- équations biologiques d'équilibre du système (A_e), dont le vecteur solution est b_e ,
- équations concernant les saisons 1 (Neq 1) et 2 (Neq 2) constituant les matrices juxtaposées A_1 et A_2 , dont les vecteurs solutions sont respectivement b_1 et b_2 ,
- équations durant l'année (Neq g) constituant la matrice A_g , dont le vecteur solution est b_g ,
- inéquations durant les saisons 1 (Nineq 1), et 2 (Nineq 2) constituant les matrices juxtaposées G_1 et G_2 , dont les vecteurs solutions sont respectivement h_1 et h_2 ,
- inéquations durant l'année (Nineq g) constituant la matrice G_g , dont le vecteur solution est h_g .

I. A. 3. Prendre en compte l'espace : couplage des flux d'advection et des flux trophiques

Il est aussi apparu nécessaire de modifier cette méthode d'analyse inverse pour l'appliquer à nos zones intertidales tempérées où la masse d'eau couvre et découvre le milieu benthique, en servant de vecteur physique à des organismes vivants, aussi bien qu'à de la matière minérale ou organique. Le passage à une vision d'ensemble de l'écosystème intertidal demandait de prendre en compte différentes zones qui échangent entre elles par des flux d'advection dans la colonne d'eau et ceci imposait de modifier l'approche inverse préalable pour coupler les zones considérées par ces flux physiques.

Le caractère unidimensionnel de la résultante des flux physiques qui caractérisait notre cas d'étude, l'écosystème de Brouage, a permis de mettre cette application en place sur un modèle à une seule dimension (Leguerrier 2005). La vasière était alors divisé en 3 boîtes spatiales reliées, de bas

en haut d'estran, chacune étant considérée comme homogène. Les flux, le long de ce transect de 3 boîtes, étant principalement dus aux mouvements de marée, un modèle simplifié de calcul des flux hydrologiques a pu être appliqué (Van Houtte-Brunier 2001).

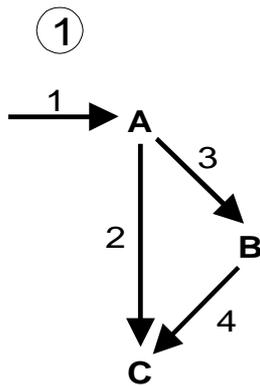
La méthode consiste ensuite à associer, comme en figure 3 pour le couplage des saisons, différentes matrices portant des informations concernant chaque zone à chaque saison, ou des informations générales concernant chaque zone mais sur l'ensemble de l'année.

I. A. 4. Critique du principe de parcimonie et proposition d'une approche alternative : Monte Carlo Inverse Analysis (MCIA)

Si ces évolutions de la méthode inverse de Vézina et Platt (1988) étaient directement liées à l'écosystème étudié, il est aussi apparu que la méthode générale telle qu'elle était présentée pouvait être améliorée. En particulier, l'application du principe de parcimonie, présenté par Vézina (1989) comme « mieux que rien » m'a paru discutable dès mes travaux de thèse.

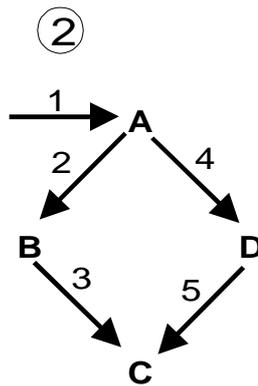
La Figure 4 présente 3 exemples de situations privilégiées par le principe de parcimonie. En absence de contraintes, les voies les plus courtes sont favorisées par rapport aux voies à nombreuses étapes (cas 1) (selon une certaine proportion), les voies de même longueur se retrouvent réparties en même proportion (cas 2), enfin les flux de sortie directe de l'élément hors du système sont favorisés. Aucun argument écologique ne permet d'affirmer ou d'infirmer ces tendances et cela paraît normal du fait de la nature purement mathématique du critère en question. Cependant, il apparaît important d'avoir ces conséquences mathématiques du critère de parcimonie en tête lors de la caractérisation des modèles statiques afin de ne pas les confondre avec des propriétés écologiques.

Outre ces aspects, soulignons enfin que le principe de parcimonie pousse, dans la plupart des cas, les contraintes à saturation : c'est-à-dire que, lorsque l'on applique deux seuils (minimum et maximum) à un processus ou un taux physiologique, le résultat calculé est le plus souvent une de ces deux valeurs (c'est ce qu'on appelle une contrainte saturée), alors que le bon sens écologique pousserait plutôt à une vision gaussienne favorisant une valeur intermédiaire.



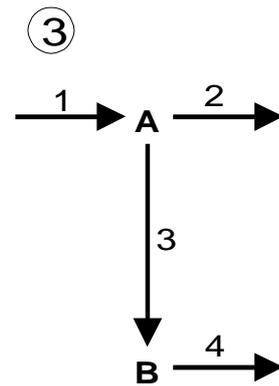
Chemin direct (AC) :
 $F_1 = (1; 1; 0; 0)$, $|F_1|^2 = 2$

Chemin indirect (ABC) :
 $F_2 = (1; 0; 1; 1)$, $|F_2|^2 = 3$



Distribution uniforme :
 $F_1 = (1; 0,5; 0,5; 0,5; 0,5)$, $|F_1|^2 = 2$

Chemin (ABC) uniquement :
 $F_2 = (1; 1; 1; 0; 0)$, $|F_2|^2 = 3$



Sortie directe (après A) :
 $F_1 = (1; 1; 0; 0)$, $|F_1|^2 = 2$

Sortie indirecte (après B) :
 $F_2 = (1; 0; 1; 1)$, $|F_2|^2 = 3$

Figure 4 : illustration par trois exemples des conséquences de l'utilisation du principe de parcimonie en analyse inverse (Niquil in prep). L'ordre des éléments du vecteur des flux est le même que celui des numéros des flèches. On considère qu'il entre dans le système une quantité égale à 1, d'une unité arbitraire. Cas 1 : le vecteur F_1 illustre le cas où toute la matière va directement de A en C et le vecteur F_2 , le cas où elle va de A en B, puis en C. Cas 2 : le vecteur F_1 illustre une répartition uniforme de la matière entre les deux chemins possibles (ABC et ADC) et F_2 , le cas où toute la matière passe par un seul chemin (ABC). Cas 3 : le vecteur F_1 illustre une sortie directe de tout le carbone après A et le vecteur F_2 , le cas où toute la matière passe d'abord par B, avant de sortir du système.

C'est pour cette dernière raison qu'une nouvelle approche a été proposée, visant à éviter la saturation des contraintes. Cependant, cette approche ne permet pas de complètement s'affranchir du principe de parcimonie.

La méthode proposée dans le cadre de la thèse de Delphine Leguerrier a alors consisté à coupler l'analyse inverse employée à une méthode de Monte Carlo par tirage aléatoire. Dans la méthode d'origine, la plupart des paramètres sont limités par une valeur minimale et une valeur maximale, constituant deux inégalités. Toutes ces inégalités sont remplacées par des égalités dont la valeur dans le domaine des possibilités est déterminée par tirage aléatoire. On a ainsi, en cas de compatibilité, l'estimation d'un résultat dans le domaine des solutions du système, selon le principe de parcimonie. Cette approche demande de réaliser un grand nombre de tirages aléatoires afin de bien couvrir l'ensemble du domaine des solutions de chaque paramètre encadré. La solution conservée est alors la moyenne des solutions des jeux d'équations compatibles.

Cette méthode permet de ne plus saturer les contraintes mais demande un temps de calcul encore trop long pour permettre une application en routine. Il est donc nécessaire d'améliorer le programme en collaboration avec des informaticiens.

I. B. Analyse du modèle de réseau trophique obtenu

I. B. 1. Analyse de sensibilité et Sensitivity Analysis Index (SAI)

Les modèles statiques ainsi obtenus sont généralement comparés entre eux. Il importe alors d'avoir une idée de la confiance accordée aux propriétés soulignées. Par exemple, on peut se demander si les intervalles de confiance des mesures causent une plus grande variation des résultats de modèles obtenus que les différences observées entre deux sites. Pour répondre à cette question, des analyses de sensibilité sont menées visant à recalculer le modèle de réseau trophique en faisant varier les données entrées, dans leur intervalle de confiance. Cette approche pose le problème de l'analyse d'un résultat très complexe puisque composé d'une série de nombreux vecteurs, eux-mêmes composés de nombreux flux.

Pour cette raison, une approche originale d'analyse des résultats des analyses de sensibilité a été proposée par Delphine Leguerrier lors de sa thèse. Des indices appelés SAI pour « Sensitivity Analysis Index », permettent de calculer une intensité de variation des résultats par donnée de départ modifiée et par flux calculé. Ensuite, en calculant des moyennes, on peut caractériser la sensibilité du résultat du modèle par donnée de départ ou encore la sensibilité moyenne de chaque flux. Cette méthode a été appliquée à la comparaison des vasières de Brouage et de l'Aiguillon (Leguerrier 2005, Degré et al. en révision).

I. B. 2. Analyse des réseaux et analyse des chaînes de Markov

Devant les résultats de réseaux trophiques quantifiés, dont l'aspect rappelle selon Pimm (1982) un plat de spaghetti, il apparaît difficile de dégager par simple observation des propriétés informatives. C'est pourquoi de nombreux indices ont été mis au point par des auteurs variés, selon des philosophies variées et en utilisant des formalismes différents (e.g. Kay et al. 1989, Ulanowicz 1986, 1997, Patten 1995). Ces indices, souvent issus de disciplines non écologiques, permettent de caractériser des propriétés du système dans son ensemble, ou des compartiments isolément ou pris deux à deux.

La synthèse faite par Delphine Leguerrier lors de sa thèse (chapitre 2) a dégagé l'absence d'indice permettant de caractériser l'aspect temporel des relations entre compartiments. C'est pour cette raison que de nouveaux indices ont été construits en se basant que les chaînes de Markov (Leguerrier et al. sous presse). L'idée est de caractériser les temps de transfert en prenant en compte les délais dus au stockage de la matière dans les compartiments. Cette méthode permet aussi de caractériser les taux de transfert entre compartiments et donc les relations directes et indirectes. On peut ainsi entrer dans une discussion sur les relations entre compartiments pris deux à deux et les qualifier de rapides ou lentes et d'intenses ou faibles. De plus, il est possible d'observer la relation entre un compartiment et lui-même et ainsi de caractériser l'implication de chaque compartiment dans le recyclage par les temps de retour et les taux de retour de la matière. Ces indices ont été appliqués à la comparaison des écosystèmes de Brouage et de l'Aiguillon (Leguerrier 2005).

Outre ces nouveaux indices, quelques indices issus de la littérature sont utilisés dans les chapitres II et III ; en voici une définition succincte. L'importance globale dans le réseau des flux herbivores par rapport aux flux détritiques correspond à l'indice Detritivory/Herbivory (Ulanowicz 1999). Le recyclage de la matière ou les boucles de rétrocontrôle par voies circulaires peut se caractériser par le Finn Cycling Index (Finn 1976). La topologie des réseaux et leur caractère plutôt spécialisé au généraliste se caractérise par l'Ascendance et la Redondance (Ulanowicz 1986). L'Ascendance (A) est basée sur l'indice de Shannon caractérisant la spécialisation des voies entre compartiments, multiplié par la quantité totale de carbone circulant dans le réseau. La Capacité de développement (C) est la valeur maximale pouvant être atteinte par l'Ascendance. La Redondance est la différence entre ces deux indices correspondant à la « liberté » (nombreuses voies parallèles) d'un atome de carbone de choisir une voie ou l'autre pour passer d'un compartiment à un autre. Un réseau trophique peut être résumé à une chaîne trophique linéaire (chaîne de Lindemann), en répartissant chaque compartiment entre différents niveaux selon l'importance des différentes proies consommées. On peut s'en servir pour calculer l'efficacité de transfert entre les différents niveaux trophiques ou le nombre maximum de niveaux trophiques (Kay et al. 1989). Tous ces indices, et la liste n'est pas exhaustive, sont susceptibles d'affiner la description faite de la structure trophique.

II. Modèles planctoniques et leur intégration dans l'ensemble de la biocénose

Après cette succincte présentation des méthodes employées et de leur évolution, nous présenterons en II et III des résultats écologiques. Ces résultats ont été scindés en deux parties selon que l'on s'intéresse plus particulièrement à un système planctonique ou benthique, même si le plancton et le benthos ne sont jamais les seuls éléments étudiés.

Mes travaux de recherche ont tout d'abord eu comme objet d'étude le plancton des lagons d'atoll. Mon travail de DEA consistait à mettre en relation les caractéristiques du milieu lagonaire avec le peuplement phytoplanctonique (Niquil 1995). Cette étude numérique d'un jeu de données complexe m'a donné l'occasion de me former aux analyses multivariées ce qui m'a par la suite permis de collaborer avec différents chercheurs sur des questions relatives à des jeux de données complexes (Sasal et al. 1999, Amarista et al. 2001, Dupuy et al. in prep). Le stage de DEA a débouché sur la nécessité de prendre en compte le phytoplancton dans une vision intégrée du réseau trophique. Ceci était d'autant plus vrai que mon sujet de thèse s'insérait dans un contexte de questionnement sur la capacité trophique des lagons d'atolls pour les huîtres perlières et de relations entre ces huîtres et la communauté planctonique.

II. A. Lagon de Takapoto : fonctionnement du réseau trophique planctonique et interaction avec les huîtres perlières en culture

Il peut paraître étonnant de présenter les lagons d'atolls, systèmes coralliens, comme des systèmes à dominance planctonique. Pourtant, nous sommes bien dans le cas d'écosystèmes dominés par le plancton. La production primaire des récifs peu profonds est en effet dominée par le benthos mais lorsqu'il s'agit de lagons d'atoll et dès qu'une profondeur de plus de 10m est atteinte (Charpy-Roubaud 1988) on se trouve en présence d'un système dominé par le plancton. Cette remarque sur la production primaire est aussi vraie pour les autres compartiments planctoniques qui sont tous marqués par de fortes activités. De plus, la première motivation qui a conduit à l'étude du lagon de Takapoto, était de comprendre comment les huîtres perlières qui y sont cultivées s'inséraient dans le

système planctonique. Or les huîtres sont cultivées en pleine eau, en chapelets, à bonne distance (au moins 20m) des fonds, et peuvent donc être considérées comme pélagiques.

Le travail sur Takapoto, initié durant ma thèse (EPHE, Université de Perpignan) a été prolongé à la suite de mon recrutement au LBEM (Niquil et al. 1998, 1999, 2001, Sakka et al. 2002). Le réseau trophique planctonique du lagon de l'atoll de Takapoto a été étudié dans le but d'en caractériser les propriétés de fonctionnement et d'analyser sa capacité trophique afin de répondre à la demande sociale concernant la gestion durable de la perliculture. Trois thèses, menées de 1996 à 1999, ont permis de caractériser le fonctionnement du réseau trophique planctonique (Asma Sakka, Université Laval, Québec, Sakka 1999), de le modéliser (Nathalie Niquil, EPHE – Université de Perpignan, Niquilo 1998) et d'étudier le rôle des protistes dans le régime alimentaire de l'huître perlière (Pascale Loret, EPHE – Université de Polynésie Française, Loret 1999).

Le réseau trophique obtenu (Figure 5) se caractérise par : i) une forte production primaire comparée à la biomasse phytoplanctonique, ii) une forte production de matière détritique, en particulier dissoute, iii) une faible production bactérienne, iv) un zooplancton dominé par les protozoaires, tant en terme de biomasse que de flux de carbone, et le mésozooplancton pour ce qui concerne les flux et v) une consommation du plancton par les bivalves cultivés très faible comparée aux processus planctoniques.

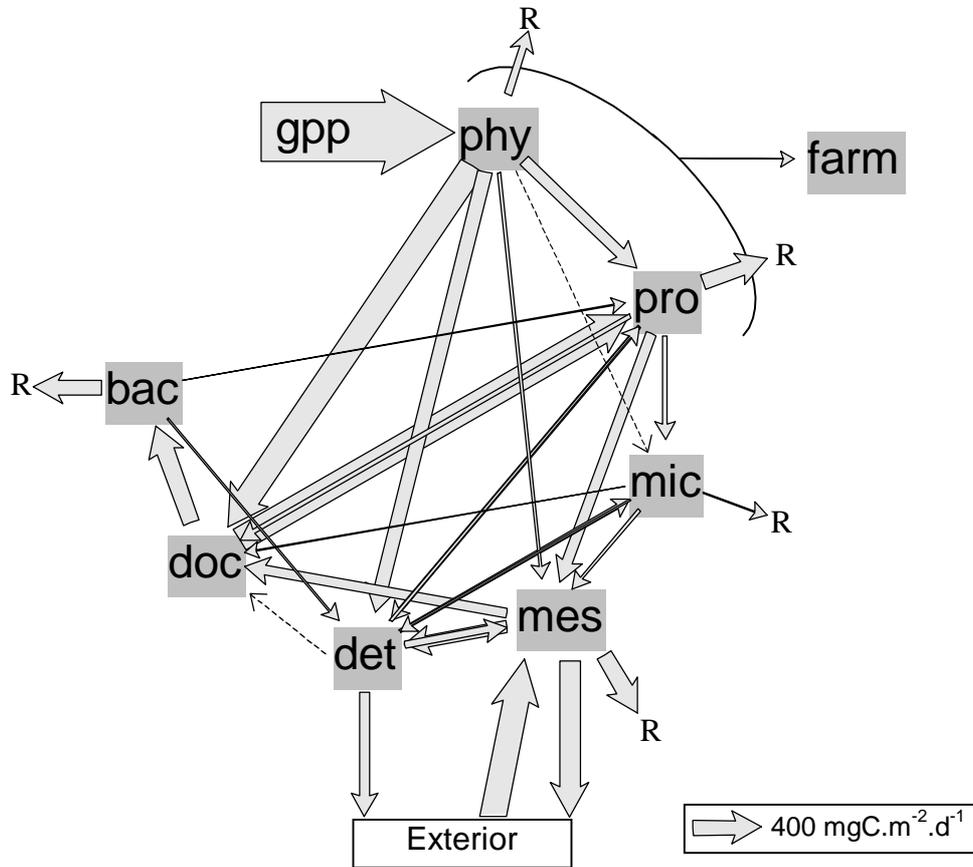


Figure 5 : réseau trophique planctonique du lagon de Takapoto et exportation vers les huîtres perlières (Niquil et al. 2001). Chaque flux est représenté par une flèche dont la largeur est proportionnelle à la valeur calculée pour le flux. gpp = production primaire brute, R = respiration, phy = phytoplancton, pro = protozooplancton, mic = microzooplancton métazoaire, mes = mésozooplancton, det = détritits particulaires, doc = carbone organique dissous, bac = bactéries.

Dans les eaux oligotrophes du lagon, la production primaire picoplanctonique est dominante et la biomasse bactérienne importante. Or, ces picoparticules échappent, du fait de leur petite taille à la prédation par le zooplancton métazoaire ou à la filtration par l'huître. Au sein du réseau planctonique, les protistes hétéro-mixotrophes sont très abondants : consommateurs de picoparticules, ils constituent ensuite eux-mêmes des proies d'une taille $>2\mu\text{m}$, accessibles à la filtration par le zooplancton et par l'huître. Constituant une forte biomasse et caractérisés par un taux de croissance important, les protistes représentent ainsi un relais trophique essentiel qui permet le transfert efficace du carbone photosynthétique picoplanctonique dominant dans le lagon, vers les échelons trophiques supérieurs, zooplancton métazoaire ou huître perlière (Loret et al. 2000a).

En considérant le lagon dans son ensemble, les huîtres perlières (*Pinctada margaritifera*) et les bivalves associés (*Pinctada maculata*) consomment 0,24 % de la production primaire planctonique brute. De plus, les principales populations naturelles de bivalves benthiques de ce lagon (*Chama iostoma*, *Arca ventricosa*, *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata*) présentent, elles aussi, une consommation de carbone peu élevée par rapport à la production primaire planctonique (4,1 %). Le lagon est donc loin d'un état où la consommation des huîtres cultivées serait limitée.

Ce travail sur le lagon de l'atoll de Takapoto a été complété par une comparaison menée avec différents modèles issus de la littérature et 9 modèles d'atolls, dont les processus planctoniques avaient été étudiés dans le cadre du programme Typatoll (PNRCO). Une certaine typologie des lagons d'atolls a ainsi pu être mise en évidence avec une complexité très forte des voies trophiques (forte redondance) et une grande quantité de carbone circulant dans des voies en boucles (fort Finn Cycling Index ou FCI, Finn 1976). Sur ce dernier point cependant le modèle de Takapoto reste une exception avec un faible FCI (12%), en comparaison des valeurs issues des modèles de la littérature ou des modèles réalisés depuis (voir II.D.).

II. B. Lac Biwa

Le séjour post-doctoral au Japon, initialement prévu pour l'année de mon recrutement, s'est finalement traduit par un contrat de recherche dans le cadre du programme CRAB (Cyanobacteria Risk Assessment in lake Biwa), s'intéressant à la compréhension du système pélagique du lac dans le contexte du développement des blooms d'algues toxiques. Mon travail d'analyse inverse a permis de synthétiser les résultats de nombreuses recherches sur le bassin principal de ce lac, caractérisé pendant l'été (Figure 6).

Le système repose fortement sur le matériel détritique et en particulier son incorporation au réseau trophique par la consommation du zooplancton $< 200\mu\text{m}$ et par les bactéries, ensuite elles-mêmes consommées par ce zooplancton $< 200\mu\text{m}$. On se retrouve donc dans la situation paradoxale où le zooplancton $> 200\mu\text{m}$ est moins actif que celui $< 200\mu\text{m}$ malgré le fait que le phytoplancton $> 20\mu\text{m}$ domine la production primaire. Notre schéma se rapproche de celui du réseau microbien malgré la présence d'un phytoplancton $> 20\mu\text{m}$ fortement productif.

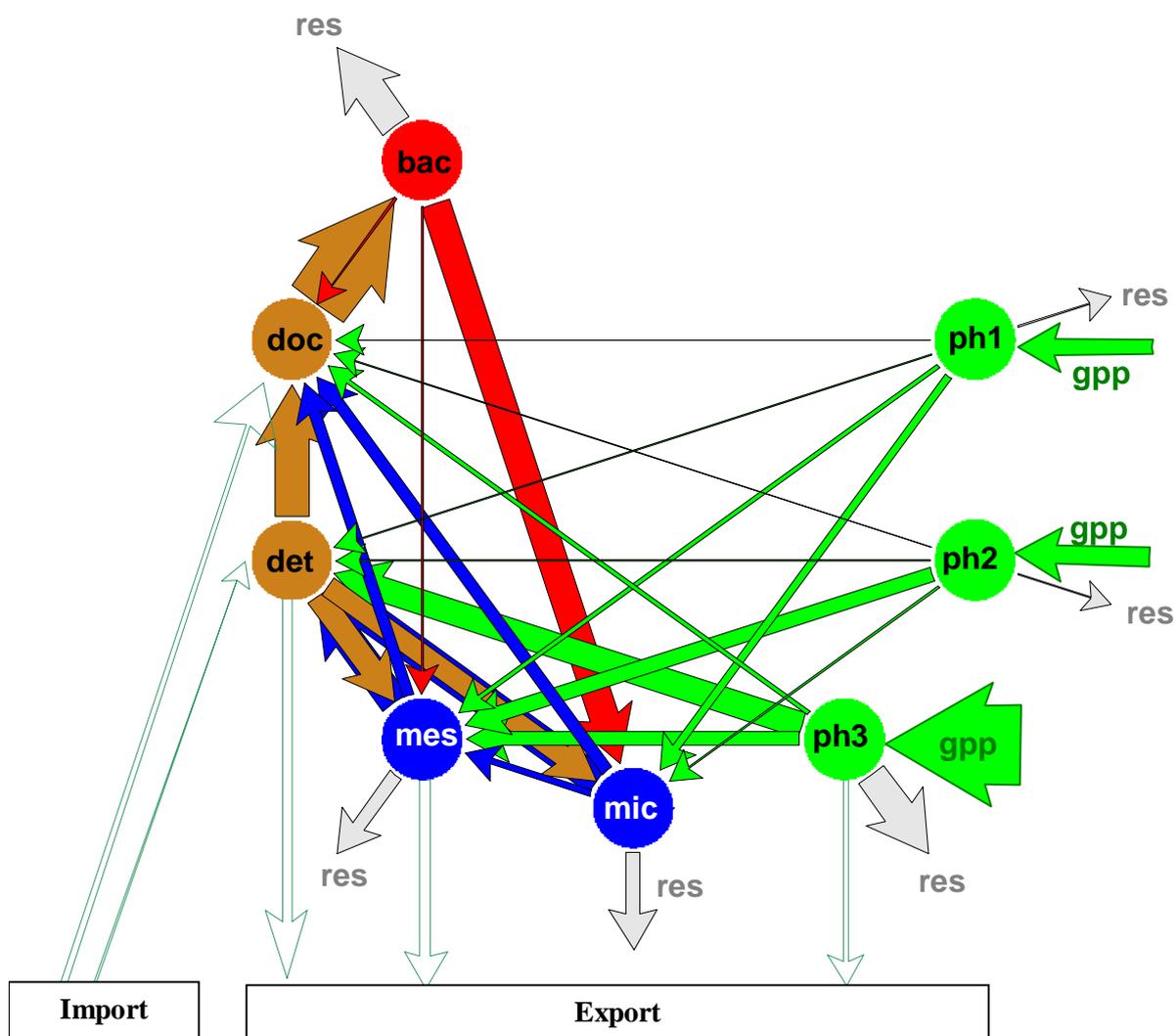


Figure 6 : solution de l'analyse inverse du réseau trophique planctonique du bassin Nord du Lac Biwa (zone 0-20 m, au dessus de la thermocline) durant un été moyen (Niquil et al. in prep). res = flux de respiration, gpp = production primaire brute, ph1 = phytoplancton < 2µm, ph2 = phytoplancton 2-20 µm, ph3 = phytoplancton > 20 µm, mic = zooplancton < 200µm, mes = zooplancton > 200µm, det = détritux particulaires, doc = carbone organique dissous, bac = bactéries.

II. C. Golfe de Gascogne : bilan des connaissances sur le réseau trophique planctonique et son évolution saisonnière

Le travail de synthèse des données planctoniques du Chantier Golfe de Gascogne du PNEC, dans le cadre de la thèse d'Elise Marquis nous a permis de réaliser 6 modèles de réseaux trophiques correspondant chacun à une zone (Figure 7) et une période donnée. La difficulté d'analyser ces 6 modèles est due à la variation à la fois spatiale et temporelle. Cette situation était toutefois incontournable du fait de la rareté de telles données (stocks et processus) dans des zones fortement éloignées des côtes. L'objectif, dans de telles conditions, était de considérer comme acquise, la répartition des 6 situations le long d'un axe de développement du bloom hivernal puis printanier (Figure 8). Soit Biomet3N (28/02 au 03/03/1998) en situation post-bloom hivernal, puis Biomet3S (07/03 au 10/03/1998) juste après, puis 3 situations successives au cours du développement du bloom printanier PEL-C (13/05/2001), PEL-A (11/05/2001) et PEL-B (12/05/2001), et enfin une situation post-bloom printanier, Biomet1 (18 au 25/05/1895). Notre objectif était d'aller plus loin que la description faite jusqu'alors (Herbland et al. 1998, Sautour et al. 2000, Labry et al. 2001, 2002) des propriétés des stocks et des processus planctoniques à ces différentes étapes en ajoutant une description des propriétés émergentes, issues de nos 6 modèles statiques.

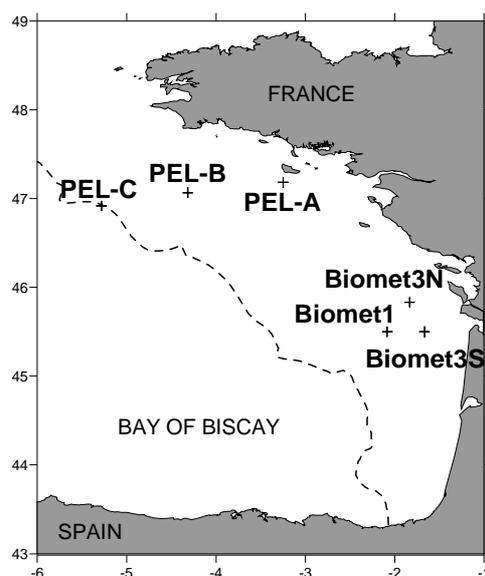


Figure 7 : localisation des 6 stations étudiées dans le Golfe de Gascogne (Marquis et al. in prep)

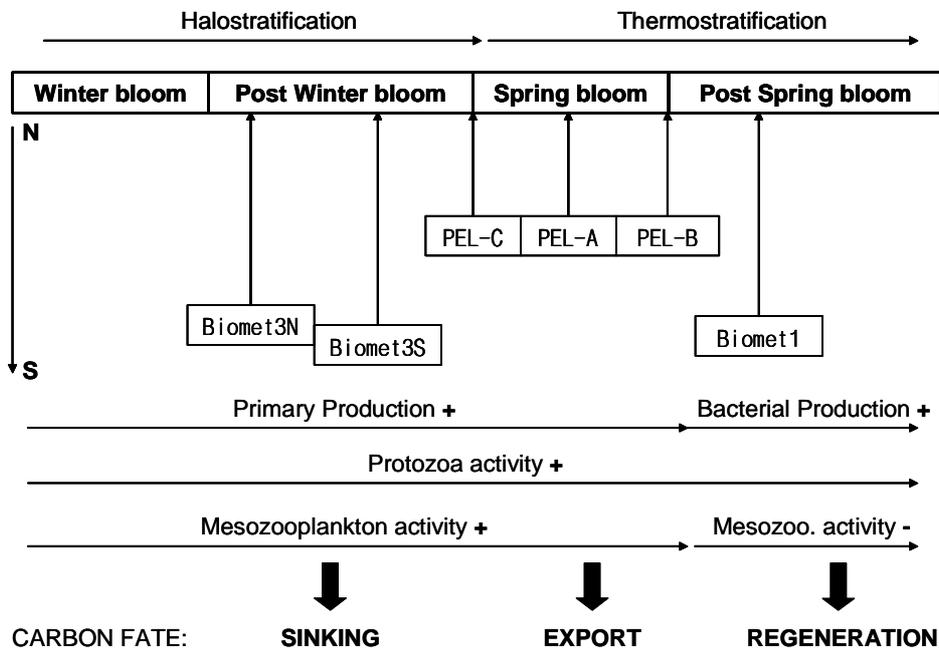


Figure 8 : synthèse de l'évolution saisonnière des propriétés du réseau trophique planctonique du golfe de Gascogne (Marquis et al. in prep)

Il apparaît (Figure 8) que les modifications des caractéristiques de la production primaire et bactérienne au cours de ces blooms se traduit par une modification logique des dominances par les protozoaires ou le mésozooplancton et de la nourriture qui leur est disponible avec, en particulier, un rôle variable des voies détritiques (caractéristiques des situations de post - bloom). Ce changement de structure du réseau trophique se traduit par différentes voies de sortie du carbone hors du système planctonique. En situation de post - bloom hivernal, le carbone est fortement sédimenté. En situation de bloom printanier, le carbone est fortement disponible pour les poissons planctophages. En situation post bloom printanier, le carbone est fortement recyclé et donc essentiellement dissipé par la respiration.

II. D. Synthèse sur les réseaux trophiques planctoniques et leur intégration dans l'écosystème

Selon la démarche proposée en introduction (Figure 1, p23), on peut définir une situation idéale du chercheur choisissant ses objets d'étude en fonction des questions qu'il se pose. Dans le cas de notre étude descriptive du fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques, le cas idéal reviendrait donc à choisir une série d'écosystèmes présentant, selon notre hypothèse de départ, un spectre de fonctionnement aussi large que possible afin de couvrir toute la variété des cas. Cette situation idéale n'est, on s'en doute, pas compatible avec le niveau de complexité auquel nous travaillons qui repose sur la synthèse d'études portant sur tous les compartiments planctoniques et un maximum de processus. Le nombre de chercheurs impliqués et les moyens nécessaires sont donc très importants. C'est donc au départ la motivation humaine et même purement économique qui a déterminé les écosystèmes candidats pour mes études de réseaux trophiques. Nos trois sites d'études sont donc liés chacun à une question économique essentielle (Tableau 1, p46) concernant la perliculture pour Takapoto, l'utilisation du lac Biwa comme source d'eau potable pour un district de 14 millions de personnes et la pêche pour le Golfe de Gascogne. Malgré cet historique, nous nous retrouvons dans une situation proche de celle attendue dans le cas de la « situation idéale » puisque les propriétés de fonctionnement des réseaux trophiques étudiés présentent une grande variété.

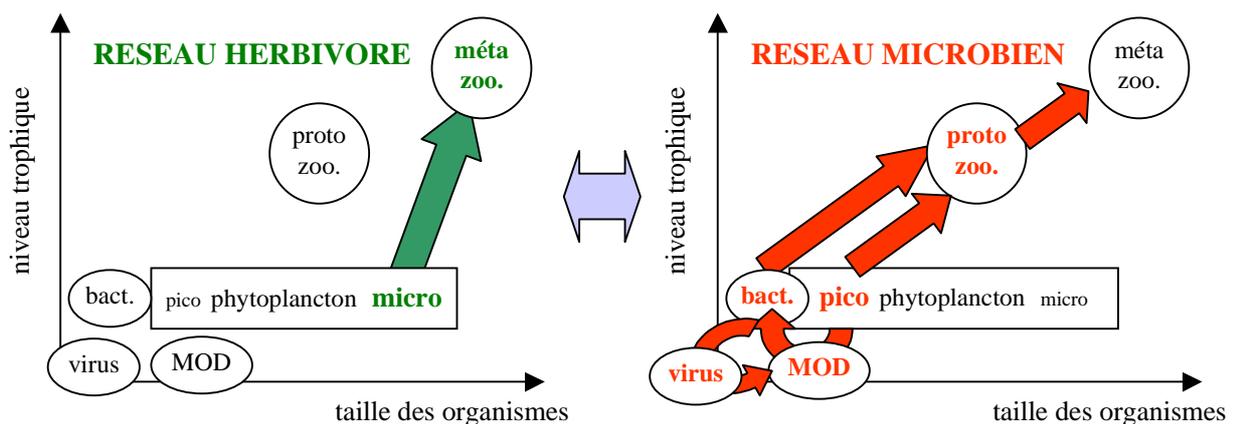


Figure 9 : représentation simplifiée des deux modes opposés de fonctionnement du réseau trophique planctonique (modifié d'après Sommer et Stibor 2002). Abréviations : métazoo. = zooplancton métazoaire, protozoo. = zooplancton protozoaire, bac. = bactéries, MOD = matière organique dissoute. Les flèches représentent les flux majeurs.

Tous ces travaux sont des descriptions de réseaux trophiques planctoniques permettant de faire la synthèse des connaissances acquises sur des compartiments trophiques ou des processus isolés. L'axe directeur utilisé pour discuter de la nature de ces différents réseaux trophiques planctoniques est essentiellement celui de Legendre et Rassoulzadegan (1996) reposant sur un gradient entre deux états : le réseau microbien et le réseau herbivore classique (Figure 9).

La situation en réseau microbien dominant a été rencontrée en situation de post-bloom printanier dans le Golfe de Gascogne. Celle en réseau herbivore dominant est probablement caractéristique de la situation de bloom hivernal, mais la mission modélisée ayant eu lieu légèrement après ce bloom, nous n'en avons pas décrit exactement les propriétés. Le cas associant les deux réseaux est qualifié de réseau multivore. Nous l'avons rencontré en situation de bloom printanier dans le panache de la Loire dont les apports entretiennent une situation de bloom où petit et gros phytoplancton restent simultanément actifs. Si les états successifs décrits pour les panaches du Golfe de Gascogne correspondent bien aux situations de la Figure 9, ce n'est pas le cas des situations décrites pour le Lac Biwa et l'Atoll de Takapoto. Dans la situation de l'été au lac Biwa, la dominance de la production primaire par un phytoplancton de grande taille laisserait penser que s'installerait un réseau herbivore. Pourtant, les bactéries hétérotrophes sont très actives et le microzooplancton domine sur le mésozooplancton. Ainsi on observe l'installation d'un réseau microbien basé sur des matériaux détritiques particulaires et dissous, cohabitant avec le réseau herbivore classique. On est donc en présence d'un réseau multivore particulier. Pour ce qui est du lagon de Takapoto, on pourrait parler de situation inverse. La production primaire est largement dominée par le picophytoplancton qui permet le développement d'un compartiment protozoaire actif, servant de chaînon essentiel pour faire transiter la matière issue de la photosynthèse vers des consommateurs de plus grosse taille et en particulier tous les filtreurs de la macrofaune, dont les huîtres perlières font partie. Ce réseau microbien ne s'accompagne pourtant pas d'une activité hétérotrophe bactérienne élevée. Les bactéries, bien que présentes en grande quantité sont parfois nombreuses à être inactives et la production bactérienne estimée est très faible (turn-over de 3,8 jours, Torréton et al. 1997). Le carbone organique dissous, présent en grande quantité, ne présente que 20 % de fraction dégradable par les bactéries (Torréton et al. 1997). Ce pourcentage cependant n'explique que partiellement la production observée.

Tableau 1 : comparaison des différents sites étudiés. Les questions fondamentales sont abordées dans la partie supérieure, les questions appliquées dans la partie inférieure. prod = production, bac = bactéries hétérotrophes, phy = phytoplancton

Site	Atoll de Takapoto	Lac Biwa	Golfe de Gascogne (6 cas)
Période	Année moyenne	Été moyen	6 périodes de février à mai
Caractéristiques des productions primaires et bactériennes	Très forte production primaire (1,60 gC/m ² /j), par phytoplancton < 3µm (70%). Bactéries très peu actives (production bactérienne nette de 76 mgC/m ² /j)	Très forte production primaire (1,62 gC/m ² /j), par phytoplancton > 20µm (70%). Bactéries actives (447 mgC/m ² /j)	Caractéristiques de l'état du bloom : - prod primaire moyenne par phy > 20µm en fin de bloom hivernal avec faible prod bac (86 mgC/m ² /j), - prod très forte avec tailles variées de phytoplancton en bloom printanier et activité bac très faible (38 à 67 mgC/m ² /j), - prod faible par petit phy < 2µm en post-bloom printanier, avec forte prod bac (251 mgC/m ² /j).
Finn Cycling Index	Faible 12 %	Très fort 34 %	Faible en bloom printanier (7-10%), moyen en fin de bloom hivernal (14-19%) et assez fort en post bloom printanier (26%).
Détritivory / Herbivory ratio	1,96	2,58	Fort en fin de bloom hivernal (2,68-4), faible en bloom printanier (0,62-1,14), moyen en post-bloom printanier (1,96).
Caractéristiques de fonctionnement du réseau trophique planctonique	Réseau microbien mais faible activité hétérotrophe des bactéries. Recyclage uniquement par détritivorie directe et très peu par l'intermédiaire des bactéries. Turn-over très rapides (sauf bac).	Fort recyclage par voie bactérienne autant que par détritivorie directe. Réseau multivore où cohabitent voies de consommation bactérienne par les protozoaires et du gros phytoplancton par le mésozooplancton.	Succession d'états variés observés avec réseau microbien, multivore ou herbivore. Recyclage faible en plein bloom mais très fort après. Influence des apports fluviaux variables modifient ces successions et ainsi la nourriture disponible pour les poissons : le réseau microbien étant plus dissipateur de carbone, en plus du problème d'accessibilité des particules de petite taille pour les filtreurs.
Motivation appliquée de l'étude	Place des huîtres cultivées pour la perle dans le réseau trophique et risque de déplétion.	Réservoir d'eau potable et risque d'efflorescences de cyanobactéries toxiques.	Disponibilité du plancton comme ressource pour les poissons, prise en compte du plancton dans les modèles halieutiques.
Conclusions par rapport à cette motivation	Aucun risque de déplétion à l'échelle du lagon.	Etat estival normal caractérisé par une forte activité du phytoplancton > 20µm et des protozoaires.	La variabilité saisonnière de la structure du réseau modifie l'accessibilité du plancton pour les poissons.
Limites et questions en suspens	Nécessité de prendre en compte la compétition inter- spécifique du fait de l'existence d'une sélection par les huîtres ¹ , pour évaluer leur rôle dans les phénomènes d'eaux vertes.	Pourquoi les cyanobactéries ne restent-elles pas limitées par les protozoaires ? Sont-elles toxiques pour eux ? Les mêmes espèces de protozoaires peuvent-elles brouter cyanobactéries et bactéries hétérotrophes ^{2,3} ?	Nécessité de mieux caractériser les protozoaires et d'intégrer les poissons planctophages au réseau afin d'étudier la concordance entre leur demande alimentaire et le plancton disponible (cf perspectives, paragraphe II.E.1.)

Références : 1. Loret et al. 2000b, 2. Caron et al. 1991, 3. Dini et Nyberg 1999

Outre les caractéristiques issues d'une analyse directe des stocks et flux, l'utilisation de l'analyse des réseaux permet d'aller plus loin dans cette description (Tableau 1).

Dans nos cas d'étude, on observe une gamme encore une fois large des valeurs observées pour les indices D/H et FCI (Tableau 1). Ceci nous permet d'aller plus loin dans la caractérisation des voies cycliques de carbone, qui permettent d'appréhender le recyclage et les voies de retro-contrôle. La situation où le carbone circule le moins par des voies cycliques correspond au plein développement du bloom printanier du Golfe de Gascogne (7-10%), où les comportements détritivores sont faibles. La situation de Takapoto présente un FCI presque aussi bas (12%), ce qui paraît paradoxal dans un milieu corallien où tout le métabolisme doit se contenter du peu de nutriments présents. Ne perdons pas de vue cependant que le réseau décrit ici est partiel et constitue un relais de la forte production picophytoplanctonique vers la macrofaune planctophage. Ces voies cycliques à Takapoto reposent essentiellement sur des comportements détritivores du zooplancton, les bactéries rendant très peu la matière organique disponible du fait de leur faible production. Ces comportements se traduisent par une détritivorie quasiment deux fois supérieure à l'herbivorie ($D/H = 1,96$). Des FCI supérieurs sont rencontrés dans le Golfe de Gascogne en situation de fin de bloom hivernal (FCI = 14 à 19%) où ces boucles de carbone passent surtout par un très fort comportement alimentaire détritivore ($D/H = 2,68$ à 4) et en post-bloom printanier (FCI = 26%) où cette fois c'est surtout la forte activité bactérienne et sa consommation supposée par le zooplancton qui gouverne ce recyclage. Dans le cas du lac Biwa, le très fort recyclage (FCI = 34%) repose aussi bien sur la voie bactérienne que détritivore ($D/H = 2,58$).

Enfin, l'estimation par analyse inverse de l'ensemble des flux permet une estimation des voies de sortie du système, indiquant le rôle de ce réseau planctonique dans son environnement. On peut comparer les différents écosystèmes côtiers étudiés vis à vis de leur rôle dans le cycle global du carbone. La situation post-bloom printanier du Golfe de Gascogne par exemple va favoriser la dissipation de carbone par la respiration, alors qu'en situation de post-bloom hivernal c'est la sédimentation qui est favorisée, permettant ainsi à l'écosystème de jouer un rôle de stockage de carbone, intéressant dans une optique de limitation du carbone atmosphérique. L'autre intérêt réside dans la comparaison des systèmes planctoniques en tant que fournisseurs de nourriture pour d'autres animaux (huîtres, poissons). A Takapoto, la nourriture prélevée par les huîtres cultivées est très

faible devant la très forte activité du plancton. Pour ce qui est du prélèvement en Golfe de Gascogne par les poissons, la disponibilité varie selon le cycle saisonnier.

L'approche trophique que nous avons menée n'est cependant pas toujours suffisante. Si l'hypothèse d'un manque de nourriture pour les huîtres a pu être rapidement écartée dans le cas de Takapoto, l'impact des huîtres sur leur environnement n'est pas forcément négligeable. En effet, Loret et al. (2000b) ont montré que les huîtres étaient capables d'une sélection de leur nourriture. Elles sont donc potentiellement influentes sur les relations de compétition interspécifiques entre espèces de phytoplancton ce qui pourrait mener à une augmentation de fréquence des blooms algaux meurtriers pour la faune des lagons du fait de l'anoxie qui s'en suit. Dans le cas du lac Biwa, ce sont aussi des questions non liées au réseau trophique à notre échelle qui ressortent de nos conclusions avec des questions de toxicité et de préférences alimentaires (Tableau 1). Dans le cas du Golfe de Gascogne en revanche, le travail se prolonge sur le réseau trophique lui-même.

II. E. Perspectives sur les réseaux trophiques planctoniques

Les travaux sur le plancton du Golfe de Gascogne, présentés en II.C., s'insèrent dans un programme beaucoup plus large et la modélisation statique sera encore employée dans le cadre de deux études complémentaires présentées en II.E.1. (Doctorat d'Elise Marquis) et II.E.2 (travail de synthèse du Chantier PNEC, Golfe de Gascogne). Pour ce qui concerne les perspectives du II.E.3, il s'agit de la thèse de Boutheina El Grami, dont l'aspect modélisation n'a pas encore débuté.

II. E. 1. Affinement du rôle des protozoaires et intégration des poissons planctophages aux modèles inverses du Golfe de Gascogne

Les résultats obtenus dans le chantier Golfe de Gascogne du PNEC présentaient deux lacunes. Tout d'abord, la couverture saisonnière était incomplète. Ensuite, le compartiment des protozoaires et leur intégration dans le réseau trophique planctonique restaient peu décrits. Or la présentation des résultats du II.C. montre à quel point bien intégrer un tel compartiment paraît

essentiel pour rendre compte de la matière provenant des processus planctoniques qui est susceptible d'être consommée par les poissons planctophages. Ceci justifie la suite des travaux d'Elise Marquis comprenant 4 missions (à 4 saisons) en 3 points du plateau plus ou moins influencés par le panache de la Gironde. Chacune de ces situations sera caractérisée par analyse inverse et analyse des réseaux, afin d'en dégager les propriétés.

La relation plancton - poissons sera ensuite étudiée par une intégration des principaux poissons planctophages aux modèles de réseau planctonique. L'objectif est d'approfondir la question de la quantité et qualité de nourriture disponible pour ces poissons en fonction de la structure du réseau trophique planctonique et de ses propriétés. En effet, les modèles halieutiques sont actuellement basés essentiellement sur des classes de taille de phytoplancton et une telle approche devrait permettre d'aboutir à des recommandations sur les autres variables planctoniques qui devraient être prises en compte pour une meilleure représentation, dans ces modèles, du réseau trophique planctonique.

II. E. 2. Du plancton aux prédateurs supérieurs, modélisation de l'ensemble de l'écosystème plateau continental Golfe de Gascogne

La modélisation statique permettra en outre de faire la synthèse de l'ensemble des données acquises sur le plateau du Golfe de Gascogne. Au modèle existant représentant le réseau benthique (Leloc'h 2004), seront ajoutées les informations sur le plancton, les poissons pélagiques, et les mammifères marins. Une telle vision intégrée des flux sur une moyenne annuelle permettra de comparer le fonctionnement de cet écosystème avec d'autres sites, et de répondre à la question de l'interaction entre les mesures de gestion des pêcheries et celles de protection des mammifères marins.

II. E. 3. Lagune de Bizerte

Pour finir, les méthodes d'analyse inverse et des réseaux seront appliquées dans l'objectif de caractériser la structure du réseau trophique planctonique de 4 points de la lagune de Bizerte à 2 saisons. L'objectif est de mettre en relation ces caractéristiques avec les influences anthropiques différentes que l'on trouve en ces 4 sites caractérisés par : i) une influence anthropique minimale, ii) une culture de moules, iii) des rejets provenant d'une usine sidérurgique et iv) des rejets urbains.

III. Modèles couplés benthos – pelagos en milieu macrotidal meuble

Lors de mon recrutement au LBEM, en septembre 1999, j'ai réorienté mes recherches vers le principal écosystème atelier de ce laboratoire : l'écosystème macrotidal de substrat meuble de type européen, dont on rencontre des exemples au niveau des vasières intertidales des Pertuis Charentais. Le choix de ces vasières intertidales est dû au fait qu'elles assurent des fonctions essentielles au fonctionnement global de la zone littorale (considérée comme un méta-écosystème, au sens défini par Loreau et al. 2003), elles soutiennent une forte production primaire microphytobenthique (Blanchard et al. 1997), elles accueillent physiquement une partie importante des structures conchylicoles (Gouletquer et Héral 1997) ; elles constituent des zones nourricières pour de nombreuses espèces de poissons (Laffargue et al. 2003, Le Pape et al. 2003a, 2003b) et d'oiseaux (Triplet et al. 2001).

L'optique générale de mes études est restée la même : faire la synthèse des informations acquises sur les stocks et les processus du réseau trophique dans le but d'en dégager les propriétés et en particulier celles liées à leur articulation autour d'activités humaines y prenant place. Cependant, ces écosystèmes étant marqués par une forte activité écologique au niveau du benthos et une activité humaine, elle-aussi liée à la communauté benthique, c'est autour de cette composante de l'écosystème que mon travail s'est recentré, tout en couplant ces processus benthiques avec ceux de la colonne d'eau. D'autre part, devant la forte structuration saisonnière et spatiale de cet écosystème, l'approche classique moyennant l'espace et le temps (un m² moyen sur une année moyenne) a dû être abandonnée afin de réaliser un couplage de saisons et de hauteurs d'estran. Pour cela, les différentes approches mathématiques, développées au cours de la thèse de Delphine Leguerrier, et présentées en première partie ont été appliquées au principal site étudié : la vasière de Brouage (Leguerrier 2005). Le choix de cet écosystème tient à la très bonne couverture des recherches qui y sont menées, en termes de variété des compartiments et des processus étudiés. Une comparaison entre les vasières de Brouage et de la baie de l'Aiguillon a ensuite pu être menée dans le cadre d'un travail commun aux thèses de Delphine Leguerrier et Delphine Degré, avec une comparaison plus large d'écosystèmes dans le but de dégager des généralités sur le fonctionnement des vasières intertidales des Pertuis Charentais (Degré et al. en révision).

III. A. Vasière de Brouage, modèle 0D, annuel

III. A. 1. Description du fonctionnement

Le premier modèle publié sur la vasière de Brouage représentait un mètre carré moyen, durant une année moyenne (Leguerrier et al. 2003). Les recherches étant très actives sur cet écosystème, de nouveaux résultats apparaissent régulièrement et cela conduit à une vision de l'écosystème qui évolue d'année en année. Dans ce premier modèle, un bilan des informations, acquises jusqu'en 2001, a donc été fait, ce qui a d'ailleurs permis d'orienter, au vu des résultats, certaines études menées par la suite.

Le modèle de réseau trophique obtenu met en évidence l'importance de la production primaire benthique, aussi bien par la quantité de carbone en question, que par la grande sensibilité des autres flux du modèle à la valeur donnée à ce flux. Cette production primaire est bien supérieure à celle de la production planctonique (Figure 10). Le modèle présente une très forte exportation de matière par le necton, bien supérieure à celles des oiseaux, mais il s'agit d'un résultat calculatoire, les connaissances acquises sur ces vecteurs biotiques étant alors limitées. Le bilan exportateur de l'advection, alors estimé, sera remis en cause par la suite.

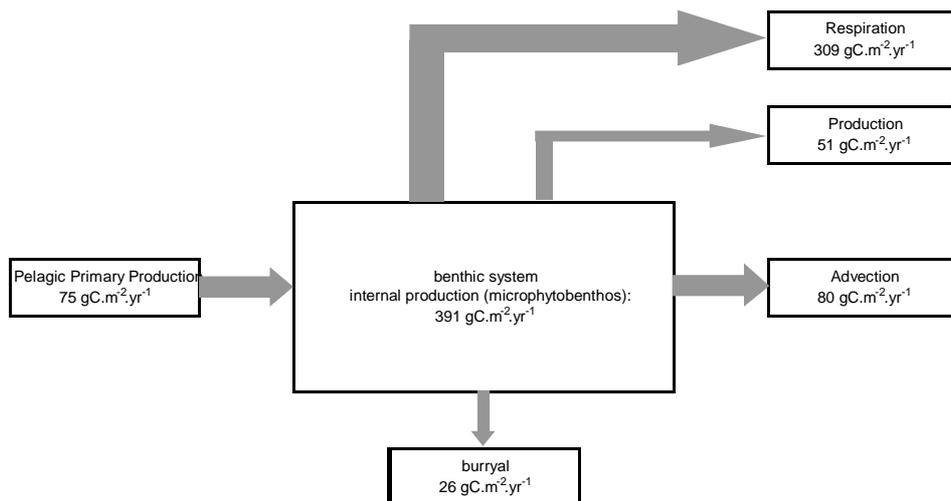


Figure 10 : Bilan du budget de carbone du système benthique dans le modèle couplé benthique - pélagique de réseau trophique de la vasière de Brouage (Leguerrier et al. 2003)

Un second modèle a été construit ensuite, afin d'intégrer différentes informations issues d'articles plus récents, ainsi que pour préciser le rôle des huîtres cultivées (Leguerrier et al. 2004). Dans ce modèle, la production de pseudo-fécès, non prise en compte précédemment, a été intégrée sous forme de flux de sédimentation des compartiments planctoniques ou détritiques de la colonne d'eau. Ces flux cependant n'ont jamais été évalués *in situ* : seule la nature du sédiment donne un indice de leur existence. La valeur considérée (50% de la matière des pseudo-fécès produits, sédimente) demande une vérification de terrain ultérieure. Dans un tel modèle (Figure 11), le rôle respectif de différents compartiments animaux est défini de façon plus précise que dans le précédent. Il apparaît que les huîtres cultivées ont une activité (81 gC/m²/an) légèrement supérieure à celle de la méiofaune (62 gC/m²/an), elle-même équivalente à celle de la somme des quatre compartiments de la macrofaune benthique (65 gC/m²/an). En comparaison, le modèle présente une très forte activité des compartiments microbiens hétérotrophes du sédiment (bactéries et protozoaires, avec 494 et 108 gC/m²/an, respectivement). Dans cette situation, les protozoaires restent cependant une «boîte noire» du modèle qui motivera le développement de travaux sur la place de ce compartiment dans le réseau trophique par Christine Dupuy. Avec une telle activité bactérienne benthique (Garet 1996), on se retrouve avec un flux de carbone bactérien disponible supérieur à celui de la production primaire benthique (270 gC/m²/an), mais dont le devenir reste entièrement à déterminer.

L'application des indices d'analyse des réseaux nous indique un faible taux de recyclage pour un estuaire avec un FCI de 19,2%, lié à la forte production primaire. Outre les compartiments détritiques et bactériens, c'est la nématofaune qui apparaît comme principal compartiment acteur de ce recyclage, à travers cette analyse des réseaux.

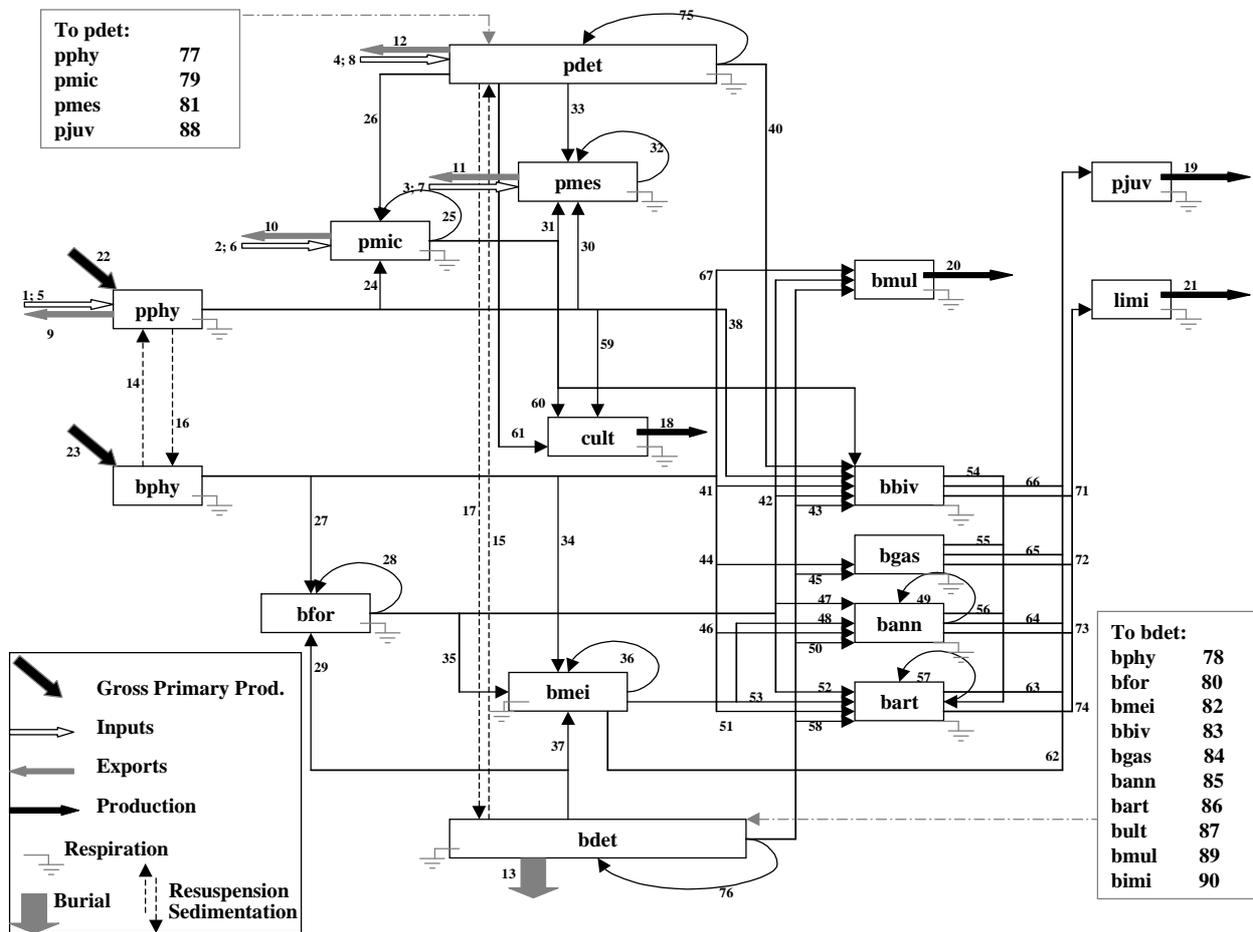


Figure 11 : Modèle conceptuel *a priori* du réseau trophique. Le p en première lettre de nom de compartiment signifie pélagique, le b signifie benthique. Les trois lettres suivantes signifient : det = détrit, mes = mésozooplancton, mic = microzooplancton, phy = phytoplancton/benthos, cult = bivalves cultivés, mul = mulets, juv = juvéniles de poissons, limi = limicoles, for = foraminifères, mei = méiofaune (nématodes), biv = bivalves, gas = gastéropodes, ann = annélides, art = arthropodes (Leguerrier et al. 2004).

Par ailleurs, les indices de chaînes de Markov permettent d'estimer les taux et temps de transferts entre compartiments ou encore entre un compartiment et lui-même, ce que nous qualifierons de taux et temps de retour (Leguerrier 2005). Là encore, on observe un rôle particulier de la nématofaune (bmei) qui apparaît comme une plaque tournante du réseau trophique avec un très fort taux de retour et des liens privilégiés avec de très nombreux autres compartiments (forts taux de transferts et temps de transfert faibles, soit nombreux liens « forts et rapides »). A l'opposé, les foraminifères n'apparaissent, dans notre modèle, fortement liés qu'à leurs sources de nourriture et apparaissent comme un puits de carbone. Cette observation est cependant basée sur des résultats calculatoires qui devront être vérifiés par des estimations en laboratoire ou sur le terrain (voir les perspectives en III.G.). Le même « cul-de-sac » est observé pour les mulets, mais avec un devenir différent de la matière du fait de leur rôle de vecteur biotique qui exporte la matière transformée.

III. A. 2. Application à l'étude du rôle de l'activité ostréicole dans le fonctionnement du réseau trophique

Le rôle des huîtres dans l'écosystème a été étudié (Leguerrier et al. 2004, stage d'Aurélien Petiau) par comparaison de ce modèle avec deux simulations représentant Brouage sans culture d'huîtres et Brouage avec un doublement de la surface cultivée (valeur de référence 16%, Le Moine com. pers.). Dans ces simulations, la modification des peuplement benthiques est prise en compte : la méiofaune est favorisée sous les tables de culture, la macrofaune modifiée avec en particulier une baisse de la biomasse de bivalves (Sauriau et al. 1989). Le passage de 0% à 16% et 32% de surface cultivée se traduit par une augmentation de l'activité globale du système et une modification des régimes alimentaires. L'augmentation d'activité est principalement liée à un effet des huîtres sur le recyclage. L'effet varie cependant d'un compartiment à l'autre : par exemple, au niveau benthique, l'activité de la méiofaune augmente avec la surface cultivée tandis que celle de la macrofaune diminue (Figure 12).

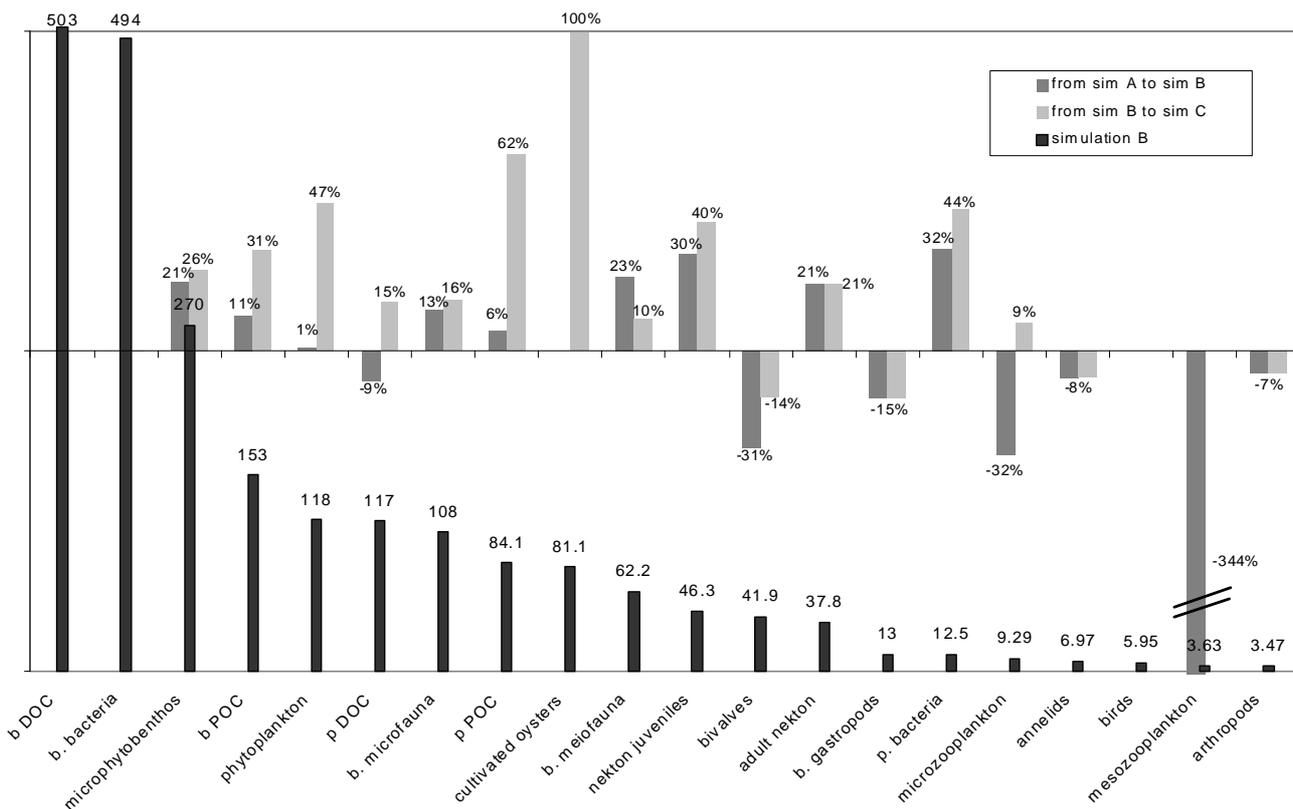


Figure 12 : activité (gC/m²/an) des compartiments du modèle de la vasière de Brouage (sim B) et modifications induites par une annulation (sim A) ou un doublement de la surface cultivée (sim C) (Leguerrier et al. 2004).

En ce qui concerne les régimes alimentaires, l'effet trophique de la compétition et l'effet mécanique de la sédimentation des pseudo-fécès vont dans le même sens : la nourriture disponible diminue dans la colonne d'eau et augmente dans le benthos. Les bivalves, seul compartiment de macrofaune benthique consommant à la fois des proies benthiques et planctoniques, sont les plus directement concernés. Une modification des peuplements de poissons serait une conséquence probable : les diagrammes de consommations comparant les régimes alimentaires des juvéniles et adultes du necton dans les trois modèles (Figure 13) montrent la variation de nourriture disponible pour ces deux compartiments. La compétition trophique directe se traduit par une baisse de la quantité de nourriture disponible pour le zooplancton, les bivalves ou encore le necton planctophage. Cependant, il semblerait que l'impact des huîtres sur le réseau trophique se fasse surtout par la production de pseudo-fécès favorisant la sédimentation du matériel planctonique. L'influence de l'exploitation des huîtres sur le fonctionnement de l'écosystème induirait donc principalement une modification du couplage benthopélagique.

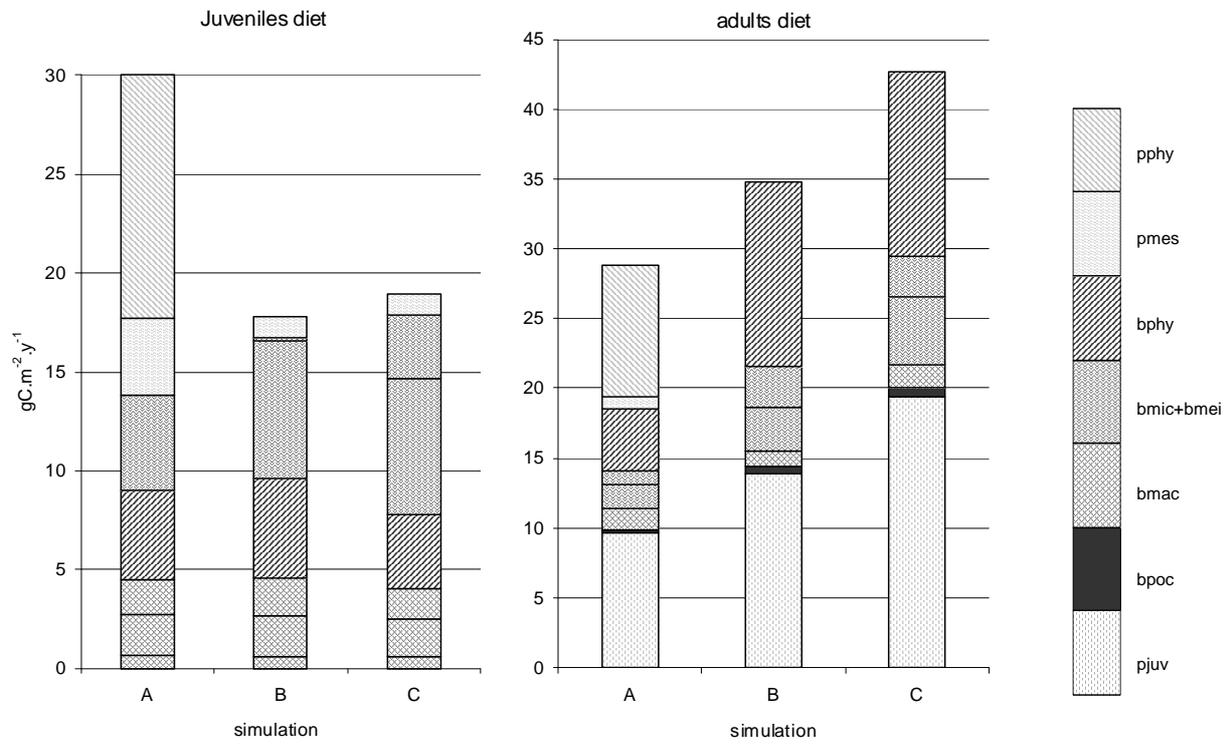


Figure 13 : impact des scénarios de culture d'huîtres sur le régime alimentaire (nourriture disponible) des deux compartiments nectoniques : juvéniles (principalement composé de jeunes carnivores) et adultes (principalement mulets). Les simulations A, B et C correspondent respectivement à A : absence de culture d'huîtres, B : 16% de surface de vase occupée par les cultures (moyenne actuelle du bassin de Marennes-Oléron) et C : 32% de surface occupée par les cultures (Leguerrier et al. 2004).

III. B. Etude des vasières de Brouage et de l'Aiguillon en couplant 2 saisons

Ce modèle annuel de la vasière de Brouage a été modifié (Leguerrier 2005, Degré et al. en révision) afin d'intégrer les nouveaux résultats acquis entre 2002 et 2004, et afin de distinguer deux saisons de fonctionnement : (i) mars – octobre (appelé s1 par la suite), correspondant à la période de forte production primaire benthique et (ii) octobre – mars (s2), correspondant à la baisse de production et à l'hivernage des limicoles. Sous l'hypothèse d'un équilibre annuel, le calcul simultané des deux saisons a été réalisé sur un mètre carré moyen, selon la méthode présentée en I.A.2.

Le réseau trophique de la vasière de Brouage apparaît ainsi très fortement influencé par la saison. L'activité totale du système baisse fortement entre la saison chaude et la saison froide, mais certains compartiments voient leur activité augmenter (Figure 14). C'est le cas des oiseaux, des bivalves cultivés et des nématodes, dont la consommation augmente, ainsi que des détritiques benthiques qui sont formés en plus grande quantité. L'observation des propriétés émergentes du système permet aussi de mettre en évidence certaines caractéristiques :

- l'activité globale de recyclage est deux fois plus forte en saison chaude qu'en saison froide (Finn Cycling Index de 23 % en saison chaude et de 11,3% en saison froide), et se fait par des voies plus nombreuses et plus longues en été.
- la redondance est supérieure en été ($R/C = 37,6\%$) qu'en hiver (31,4%),
- les voies trophiques atteignent des niveaux plus élevés en saison chaude, qu'en saison froide,
- les efficacités de transfert trophique d'un niveau au suivant sont plus élevées en saison chaude que froide.

Le réseau trophique estival apparaît donc plus cyclique, complexe, et redondant (voies trophiques moins spécialisées) et plus efficace en terme de production secondaire que le réseau hivernal.

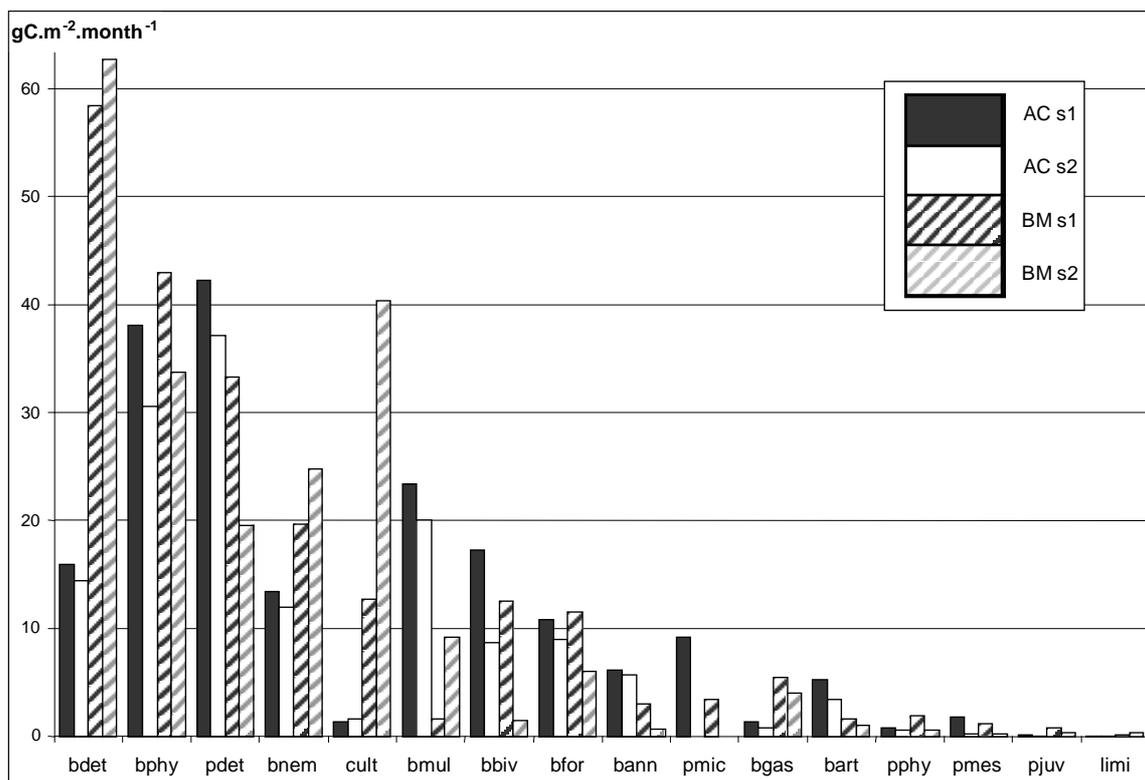


Figure 14 : Activité des différents compartiments du modèle de réseau trophique : comparaison des 2 saisons (s1= printemps/été, s2 = automne/hiver) et des deux sites (AC = baie de l'Aiguillon, BM = vasière de Brouage) (Leguerrier 2005, Degré et al. en révision)

La vasière de l'anse de l'Aiguillon a été modélisée avec la même méthode (thèse de D. Degré, Degré et al. en révision), afin de permettre une comparaison du fonctionnement trophique avec celle de Brouage. Les deux sites présentent le même type de fonctionnement global : importation nette de détritus, exportation de matière organique de meilleure qualité que l'importation (en assimilant qualité et coefficients multiplicatifs utilisés pour le calcul de l'exergie, qui prennent en compte le nombre de gènes informatifs par espèce, Jorgensen et al. 2005), activité globale des compartiments vivants plus forte en saison chaude que froide. Dans les deux cas, la production primaire est dominée par le microphytobenthos et une grande partie de cette production est exportée par la remise en suspension dans la colonne d'eau et par les vecteurs biotiques (principalement les poissons brouteurs tels que le mulot). Le système de Brouage semble plus fortement basé sur les détritus benthiques que celui de l'Aiguillon (Figure 14). Le comportement détritivore est dans toutes les situations largement plus important que le comportement herbivore avec des ratios D/H en s1 et s2 respectivement, de 4,77 et 5,10 pour l'Aiguillon et de 5,98 et 7,50 pour Brouage. Il faut cependant être prudent sur cet aspect car les simulations menées en analyse de sensibilité montrent qu'une augmentation de l'entrée de matière organique en Baie de l'Aiguillon conduirait à augmenter l'indice D/H jusqu'à des valeurs comparables à celles obtenues à Brouage. Enfin, dans toutes les situations et malgré une activité plus forte en hiver, les limicoles, même pendant la saison hivernale, ne semblent pas exercer de pression forte sur les populations de macrofaune (Degré et al. en révision, thèse de Delphine Degré).

Une telle approche peut être complétée par la comparaison des Sensitivity Analysis Index (Leguerrier 2005), calculés par donnée entrée dans le calcul de l'analyse inverse (Figure 15). Dans les deux systèmes, la production par les bivalves est une donnée très influente. Mais, la donnée la plus influente à l'Aiguillon est celle des apports océaniques et à Brouage celle de l'activité totale des bivalves cultivés, suivie par la production conchylicole commerciale. La production primaire nette joue aussi beaucoup pour les deux systèmes, avec une influence plus forte à l'Aiguillon et en saison chaude. Alors que dans le cas de la remise en suspension du microphytobenthos, c'est surtout en saison froide que son influence se fait sentir (Degré et al. en révision).

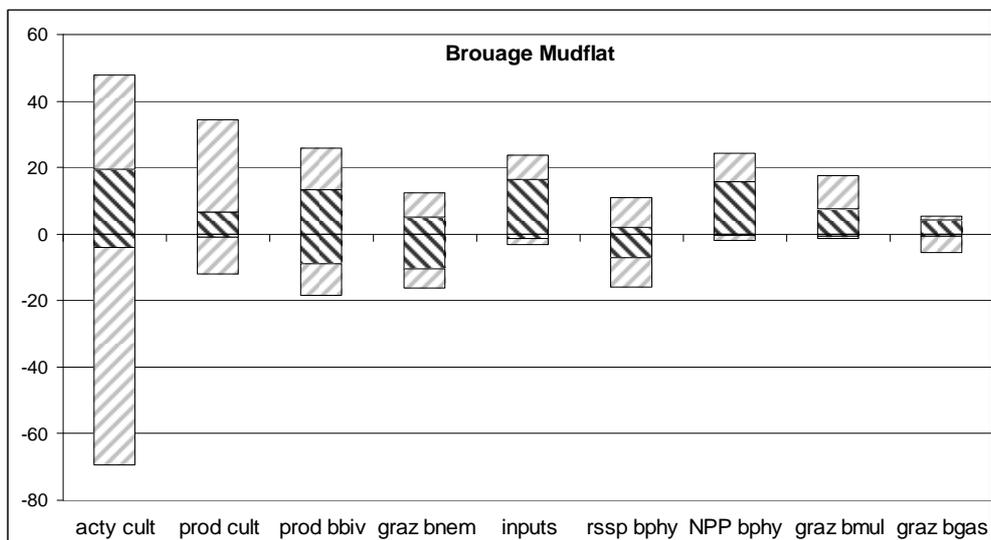
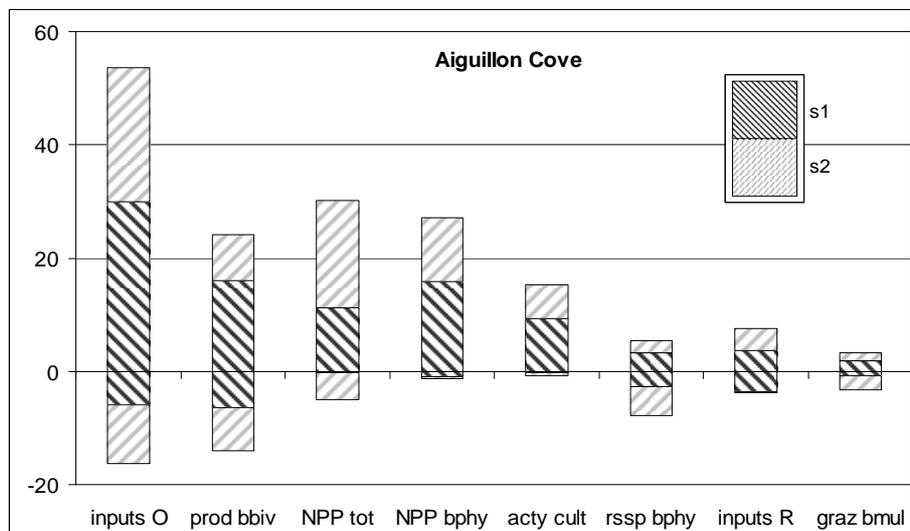


Figure 15 : Effet des données utilisées pour la construction des modèles sur le résultat estimé par analyse de sensibilité et calcul du SAI (Leguerrier 2005, Degré et al . en révision). Seules les données les plus influentes sont représentées. Chaque donnée est modifiée dans le sens d'une augmentation (valeur positive de SAI) ou négativement (valeur négative de SAI), pour chaque site, et pour chaque saison. L'ordre de gauche à droite correspond à une somme de toutes les valeurs absolues de SAI décroissante. acty cult = consommation totale par les huîtres cultivées, prod cult = production commerciale des huîtres cultivées, prod bbiv = production des bivalves non cultivés, graz bnem = consommation de microphytobenthos par les nématodes, inputs = somme des entrées par advection pour Brouage, inputs O = entrées océaniques, inputs R = apports fluviaux, pour la baie de l'Aiguillon, rssp bphy = remise en suspension du microphytobenthos, NPP tot = production primaire nette totale, NPP bphy = production primaire nette du microphytobenthos, graz bmul = consommation de microphytobenthos par les poissons, graz bgas = par les gastéropodes.

III. C. Application pour simuler un effet possible de la pollution

Ce nouveau modèle de la vase de Brouage, basé sur deux saisons non équilibrées (l'équilibre étant établi sur l'année complète), a servi à la mise en place d'une nouvelle simulation de l'influence de l'homme sur le réseau trophique. Cette fois, l'action simulée concerne la pollution par les phytosanitaires qui provoquent une diminution de la production primaire. Cette action, démontrée pour l'atrazine (Legrand 2004), a été étudiée sous la forme de 4 simulations impliquant une baisse de toutes les entrées de carbone issu de la photosynthèse (i.e. production du microphytobenthos, du phytoplancton marin et apports fluviaux de phytoplancton), d'intensité variant de 4 à 25 % (Niquil et al. soumis, stage de Gaëlle Kerleguer) (Figure 16).

Pour les deux saisons, le réseau trophique présente une légère baisse d'activité totale du système. En saison chaude, ce sont les activités des foraminifères et de la méiofaune qui sont les plus affectées, parmi les hétérotrophes. En saison froide, ce sont les foraminifères et les mulets qui sont les plus affectés. La baisse des productions primaires se traduit aussi par un changement de régime alimentaire des foraminifères, annélides et des nématodes de la méiofaune. Les compartiments planctoniques semblent moins affectés que les compartiments benthiques et le principal effet de cette action de la pollution se ferait donc à travers le lien trophique entre le microphytobenthos et ses consommateurs. Cependant, cet impact reste globalement limité du fait que les comportements détritivores sont quantitativement dominants par rapport aux comportements herbivores.

Avec une telle simulation, on se trouve en limite de ce que l'on peut s'autoriser en modélisation statique. En effet, on suppose que toutes les données initiales sont restées identiques, à l'exception de la modification de production primaire. Simuler un écosystème par méthode dynamique avec des équations déterministes pour les processus serait ici plus approprié avec la conséquence qu'une telle approche nécessite d'agréger plus de compartiments ou d'en négliger un certain nombre afin de simplifier le réseau. Notre approche est donc complémentaire par la prise en compte de la complexité trophique du système et donne une idée des variations à court terme de la nourriture disponible. L'impact sur les foraminifères et les nématodes aurait pu être prédit par l'observation des taux de transfert issus des chaînes de Markov du fait que ces deux compartiments apparaissent, selon ces indices, comme fortement reliés au microphytobenthos.

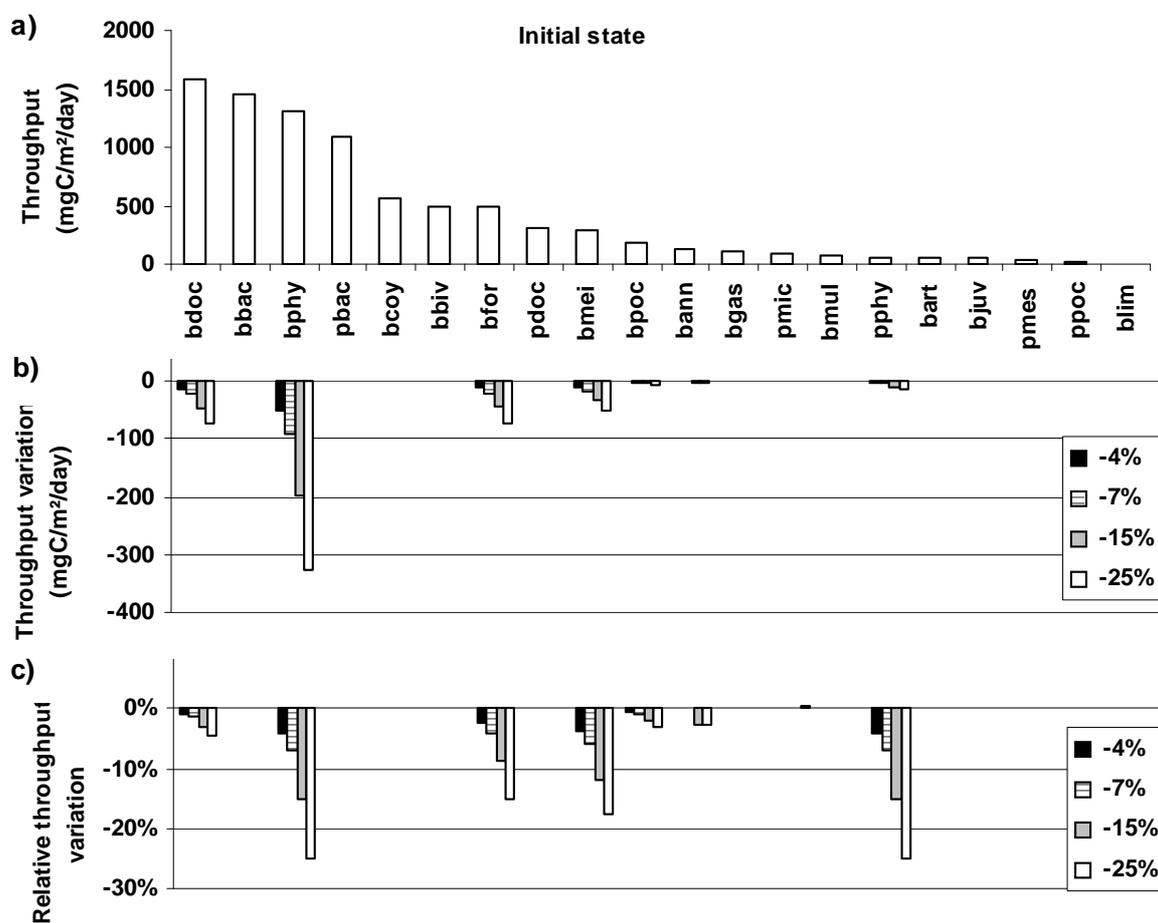


Figure 16 : a) activité des compartiments du modèle de la saison chaude, b) variation brute d'activité et c) variation relative d'activité. Les variations sont observées suite à une baisse de production primaire de 4, 7, 15 ou 25% (Niquil et al. soumis).

III. D. Comparaison inter-écosystèmes des modèles annuels

En revenant à un modèle annuel et en faisant la moyenne des flux hivernaux et estivaux pour les vasières de Brouage et de l'Aiguillon, une comparaison a pu être menée, dans le cadre du travail commun aux thèses de Delphine Degré et Delphine Leguerrier, des deux écosystèmes nous intéressant localement avec différents écosystèmes littoraux dont des modèles statiques d'agrégation comparable (au moins 12 compartiments) existaient dans la littérature (Tableau 2). Ceci permet de replacer la comparaison Aiguillon – Brouage dans une optique plus large de caractérisation des propriétés des vasières des Pertuis Charentais, par rapport à des écosystèmes littoraux variés, estuariens ou non.

Les indices présentés dans le tableau 2 sont :

- 1- le nombre de compartiments (Ncpt),
- 2- les indices de production : Production Nette du Système (NSP: $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$), et Production Nette de Qualité du Système (NSQP: unité d'énergie),
- 3- les indices de chemin, de niveau trophique et de recyclage : longueur moyenne des chemins (APL), nombre de niveaux trophiques (N(TL)) et indice de recyclage de Finn (FCI)
- 4- les fonctions-buts : ascendance relative (ascendance / capacité de développement : A/C), redondance normalisée par la capacité de développement (R/C), ascendance relative interne (ascendance interne / capacité de développement interne : Ai/Ci), et la différence exprimant l'Ascendance Relative externe (A/C-Ai/Ci).
- 5- les rapports de ressource primaire : D/H (détritivorie / herbivorie), et FtoD/TST (flux vers les Détritus / activité totale du système), PP eff= NPP/H (Efficacité de la Production Primaire= production primaire nette / herbivorie), NPP/B (Production Primaire Nette / Biomasse totale vivante), GPP/R (Production Primaire Brute / Respiration totale du Système), et NPP/R (Production Primaire Nette / Respiration des producteurs non-primaires).

Tableau 2 : Comparaison des indices de réseau trophique de différents types d'écosystèmes (tableau issu de la thèse de Delphine Degré) classés selon leur océan ou mer, leur type de système (lagune, estuaire, baie, upwelling) et leur granulométrie (sable ou vase). Les valeurs négatives de NSP et NSQP sont encadrées, tandis que pour chaque autre indice de réseau la moyenne a été calculée pour l'ensemble des sites et les valeurs supérieures à ces moyennes apparaissent en gris. Les indices relevés directement dans les articles cités sont en caractères normaux, ceux calculés à partir des données issues de ces articles apparaissent en italique. (n° références : 1- Baird et al. 1991, 2- Baird & Ulanowicz 1993, 3- Monaco & Ulanowicz 1997, 4- Brando et al. 2004, 5- Ortiz & Wolff 2002, 6- Heymans et al. 2004, 7- Sandberg et al. 2000, 8- Baird & Milne 1981, 9- Rybarczyk & Elkaïm 2003, 10- Degré et al. en révision)

Océan	n°	Localisation	N _{ept}	NSP	NSQP	APL	N _{TL}	FCI	A/C	R/C	A/Ci	A/C- A/Ci	D/H	F _{toD} /TST	PP Eff	NPP/ B	GPP/ R	NPP/ R
Indien	1,2	Estuaire du Swartkops S-E Afrique ; petit, turbide, tempéré et peu profond	15	-363	1 968	4,0	6	44%	28%	36%	30%	-2%	10,2	0,7	0,4	1,7	0,7	0,6
	3	Estuaire du Kromme Schorre, vaseuse & plage de sable	15	-203	-78	2,4	6	26%	34%	34%	29%	4%	22,5	0,6	0,9	4,0	0,1	0,0
Méditerranée	4	Lagune d'Orbetello Italie ; 1995	12	252	-556	2,8	5	7%	30%		20%	10%						
	4	Lagune d'Orbetello Italie ; 1995	12	190	-394	2,8	5	7%	30%		20%	10%						
Pacifique	5	Baie de Tongoy Chili ; algues	17	202		2,4	6	3%	31%		21%	10%						
	5	Baie de Tongoy Chili ; Sable-gravier	19	380		2,4	6	2%	30%		21%	9%						
	5	Baie de Tongoy Chili ; sable	16	-148		2,6	6	4%	27%		19%	8%						
	5	Baie de Tongoy Chili ; vase	12	178		2,5	6	4%	33%		22%	11%						
	5	Baie de Tongoy Chili ; total	24	215		2,4	6	3%	28%		20%	8%						
Atlantique S-E	1	Pérou Pacifique Sud ; upwelling	16	1 990	49 870	2,2	8	4%	48%	27%	45%	2%	0,4	0,4	0,8	47,2	1,6	2,3
	1	Benguela S-O Afrique ; upwelling du Sud	16	99	381	2,5	8	2%	51%	28%	45%	6%	3,5	0,3	0,2	37,9	1,8	1,6
	6	Benguela S-O Afrique ; upwelling du Nord ; 70s	17	245		2,3		3%	42%							27,0	5,0	
	6	Benguela S-O Afrique ; upwelling du Nord ; 80s	17	50		3,3		22%	24%							20,0	1,2	
Atlantique N-O	3	Baie de Narragansett côte Est US	14	87	399	4,2		48%	34%	42%	32%	2%	8,1			24,2	1,3	
	3	Baie de Delaware côte Est US	14	78	205	2,8		37%	33%	39%	31%	2%	3,4			28,2	1,3	
	1	Baie de Chesapeake côte Est US ; sous l'influence de la marée	13	-292	142	3,3		24%	31%	36%	30%	2%	6,9			30,3	0,5	
	7	Baie de Chesapeake côte Est US ; sous l'influence de la marée	15	-256	3697	3,6	6	31%	50%	28%	35%	15%	12,1	0,5	0,4	24,9	0,7	0,4
Atlantique N-E	8	Estuaire de l'Ems mer de Wadden ; larges vasières peu profondes	15	23	61	3,4	5	30%	38%	36%	38%	1%	2,1	0,5	1,0	11,1	1,3	1,1
	2	Estuaire de l'Ythan Aberdeen, Ecosse ; sable	12	424	1354	2,5	4	27%	58%	25%	49%	9%	15,2	0,3	0,3	1,0	0,6	0,6
	2	Estuaire de l'Ythan Aberdeen, Ecosse ; sable	14	340	841	2,9	6	26%	34%	34%	34%	1%	13,3	0,5	0,1	4,8	1,7	2,1
	7	Baltique vraie Baltique ; estuaire sans marée	12	83	267	2,8	7	21%	43%	33%	41%	2%	1,3	0,3	0,5	18,9	1,8	1,7
	7	Baie de Bothnie Baltique ; estuaire sans marée	12	13	34	2,3	7	13%	44%	31%	36%	9%	1,3	0,3	0,5	25,9	1,7	1,5
	1	Mer de Bothnie Baltique ; estuaire sans marée	12	42	1 244	3,2	7	27%	43%	34%	42%	1%	1,8	0,2	0,5	13,4	1,5	1,3
	5	Baltique vraie Baltique ; estuaire sans marée	15	-4	60	3,2	7	20%	56%	22%	40%	16%	1,5	0,3	0,7	16,7	1,0	0,8
	9	Estuaire de la Seine France ; poly-, meso- & holigo-halin	15	230	99343		5	16%	35%		23%	12%	2,5			38,3	1,4	
	10	Vasière de Brouage France ; vase	16	-263	12734	1,7	4	19%	34%	36%	16%	18%	6,6	0,4	0,6	20,8	0,7	0,6
	10	Anse de l'Aiguillon France ; vase	16	-673	27562	1,9	4	15%	30%	34%	19%	12%	4,9	0,3	0,9	22,5	0,4	0,3
Moyenne			15	111	9957	2,8	6	18%	37%	33%	30%	7%	6,5	0,4	0,6	20,7	1,4	1,1

valeurs négatives

valeurs supérieures à la moyenne

La vase de Brouage et, de façon encore plus marquée, celle de la baie de l'Aiguillon apparaissent comme des systèmes importateurs de matière (production nette du système, NSP, négative), ce qui peut surprendre par rapport à la vision des écosystèmes littoraux liée à l'hypothèse de l'outwelling d'Odum (1969), et demanderait un travail de validation par des mesures hydrologiques. Une valeur tout aussi négative se retrouve cependant en baie de Chesapeake ou pour les estuaires de Kromme et Swartkops. En revanche, d'après nos modèles, la matière importée serait essentiellement détritique alors que la matière exportée est vivante et même parfois phylogénétiquement évoluée (Exergie forte, Jorgensen et al. 2005) ce qui se traduit par une production nette de qualité (NSQP) positive et supérieure à celle observée dans tous les autres modèles à l'exception de l'upwelling du Pérou. La encore, cette caractéristique est nettement plus marquée pour la vase de l'Aiguillon que pour Brouage. Cette remarque sur l'importation de détritus va de pair avec l'importance des comportements détritiques qui vont limiter la longueur moyenne des voies trophiques (APL) ou encore le nombre maximum de niveaux trophiques (NT). En revanche, le rapport détritivorie / herbivorie (D/H) reste proche de la moyenne du fait que les comportements herbivores sont eux aussi quantitativement très présents, en particulier du fait de la forte consommation de microphytobenthos.

La très faible Ascendance interne (Ai/Ci), de l'Aiguillon, mais surtout de Brouage, montre que les voies trophiques internes sont peu porteuses d'information, ou encore que les voies trophiques sont non spécialisées, ce qui va de pair avec la forte redondance R/C. De toutes aussi fortes valeurs de redondance sont observées dans les estuaires de Kromme, Ems, Ythan et Swarkops. D'après la théorie d'Ulanowicz (1997) ceci caractérise des écosystèmes fortement stressés, qu'il qualifie de peu matures.

Pour finir, nos deux vasières se comportent, d'après nos modèles, en systèmes hétérotrophes, car leur respiration totale dépasse leur production primaire ($GPP/R < 1$), comportement lié à l'utilisation du carbone détritique entrant par voie physique. On est donc ici en opposition totale avec la vision d'Odum (1969) des écosystèmes à herbiers américains servant de source de matière organique détritique pour les écosystèmes côtiers adjacents. Cette image du système producteur de matière est observée, d'après les modèles comparés, en baie de Narragansett ou de Delaware, mais non en baie de Chesapeake.

Dans les deux vasières des Pertuis Charentais étudiés, on est donc en présence de systèmes non pas « producteurs » comme on aurait pu s'y attendre en raison de la forte production benthique,

mais importateurs, et surtout « transformateurs » d'une matière reçue essentiellement sous forme détritique et exportée sous forme vivante et même phylogénétiquement évoluée (huîtres, poissons, oiseaux). Ce sont des systèmes aux ressources variées, où le comportement détritovore est très présent. Ce sont des systèmes efficaces dans le transfert de la production primaire. Enfin, la discussion reste ouverte sur leur maturité. L'observation d'une forte redondance allant selon Ulanowicz (1997) dans le sens d'une faible maturité, en raison par exemple de stress réguliers, mais le faible recyclage allant plutôt dans le sens de systèmes peu stressés (Baird et Ulanowicz 1993).

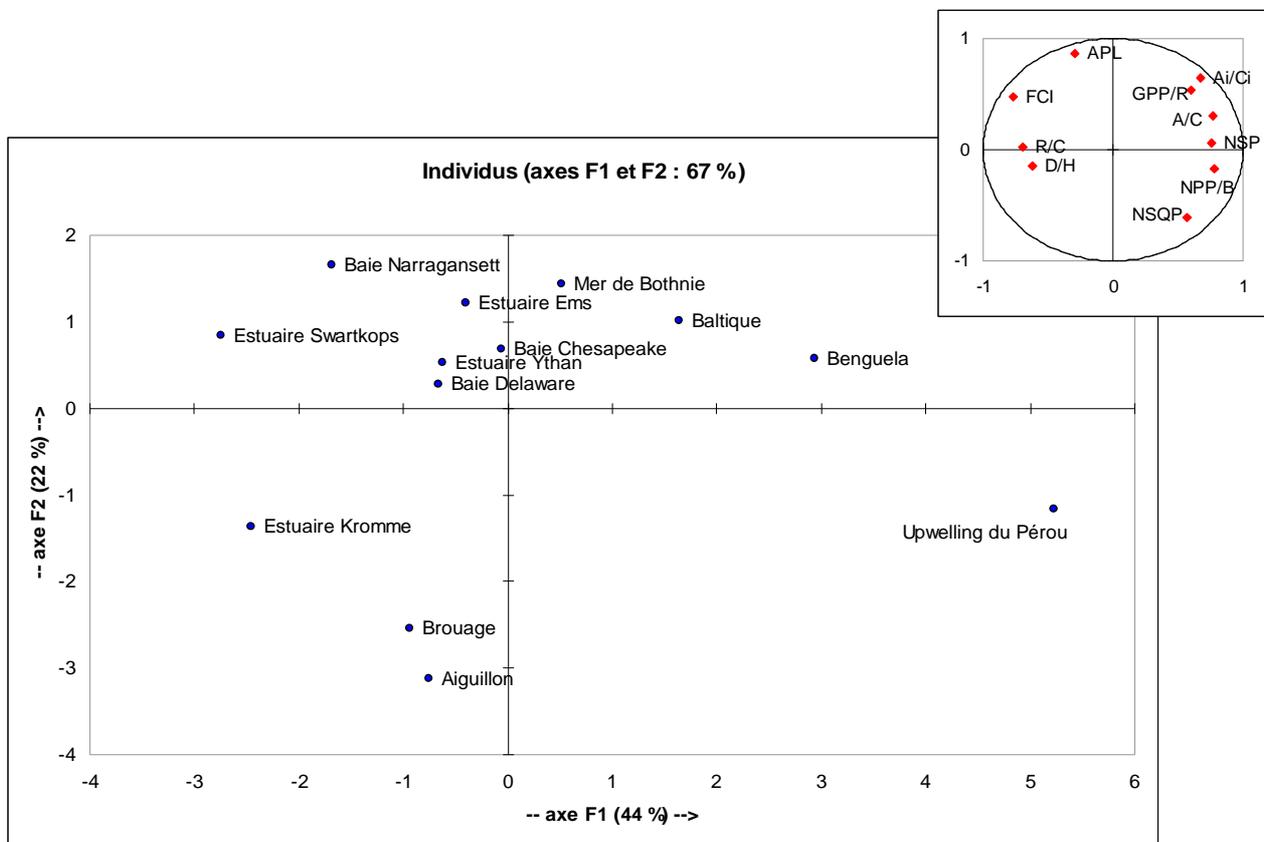


Figure 16 : Analyse en Composantes Principales réalisée sur les valeurs du tableau précédent, après suppression des lignes et colonnes présentant des valeurs absentes.

Du fait de la forte co-linéarité entre les variables, l'Analyse en Composantes Principales du Tableau 2 (Figure 16) dégage un premier axe principal portant une proportion importante de la variance (44% sur une moyenne de 10%). Les variables les apportant un maximum d'informations

sur cet axe sont la productivité primaire NPP/B (contribution absolue, ca, de 13.6%), le FCI (ca de 13.3%), l'Ascendance (A/C, ca de 13.1%) et le NSP (ca 12.8%), mais les variables sont toutes informatives sur cet axe avec des contributions relatives de plus de 32 %, à l'exception de l'APL. Cet axe permet de dégager un gradient d'écosystèmes allant, à droite le l'upwelling du Pérou jusqu'à, à gauche, l'estuaire de Swartkops. Ce gradient se traduit par une importance décroissante de la production primaire et une importance croissante des voies de recyclage. Parallèlement, le long de ce gradient, les systèmes sont de plus en plus redondants, c'est-à-dire de moins en moins spécialisés. Dans ce gradient d'écosystèmes, les estuaires de Swartkops, Kromme et Narragansett sont les plus fortement recyclant, détritiques et redondants. Les deux écosystèmes des pertuis charentais ont au contraire une position plus centrale, ces caractéristiques sont donc moins marquées. Ces derniers se démarquent sur le deuxième axe principal qui exprime essentiellement l'APL (longueur moyenne des voies trophiques) : ils ont donc caractérisés par un faible nombre de réseaux trophiques. On remarquera aussi qu'ils sont le lieu d'une forte production de qualité, essentiellement liée au fait que les entrées sont fortement détritiques et les sorties surtout composées d'organismes vivants (en particulier les bivalves commercialisés).

III. E. Couplage des flux d'advection et des flux trophiques : le cas de la vasière de Brouage, modèle 1D, 2 saisons

Les phénomènes de marées et l'action anthropique (qui concentre les parcs à huîtres sur le bas de l'estran) structurent la vasière dans l'espace. Cette structure est prise en compte dans un modèle à une dimension qui comprend 3 boîtes spatiales, de bas en haut d'estran, reliées entre elles par des flux de transport par advection liés aux courants de marée. Dans chacune de ces boîtes, le modèle *a priori* de flux trophiques reste le même (Figure 11), ce qui correspond à l'application de la méthode de couplage des boîtes spatiales entre elles (cf. paragraphe I.A.3)., par un calcul simultané des 3 sous-réseaux reliés spatialement par des flux d'advection (Leguerrier 2005).

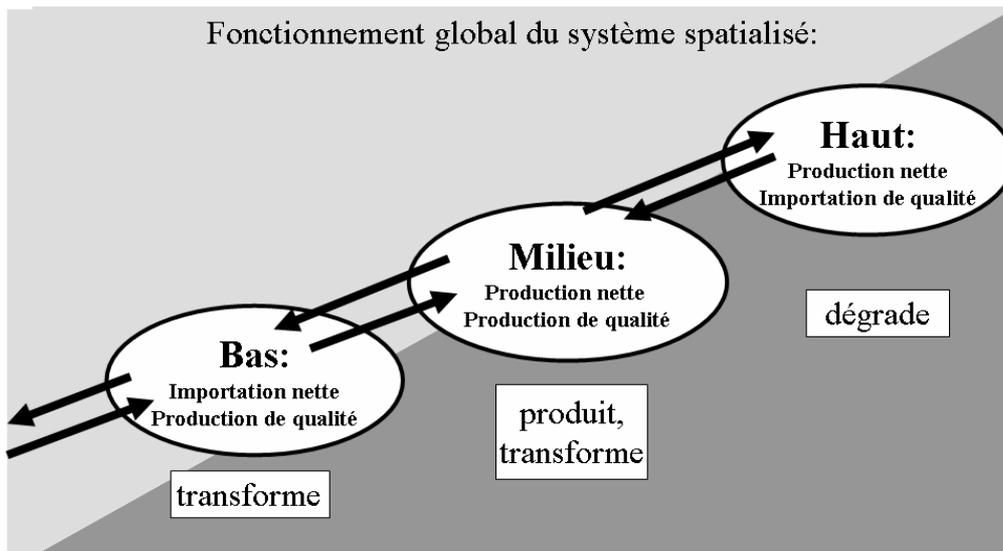


Figure 17 : schématisation du fonctionnement d'ensemble de la vasière issue du modèle spatialisé (Leguerrier 2005)

Le résultat de ce modèle établi à ce jour met en évidence un problème méthodologique non encore résolu : le calcul du réseau du « bas » n'est pas fait simultanément avec ceux du « milieu » et du « haut » comme nous le souhaitons. On conserve donc une hiérarchie avec une influence du système couplé « milieu – haut » sur le « bas ». Nous ne citons donc ce résultat qu'avec une certaine réserve et en ne conservant que ses grandes lignes (Figure 17). Les trois boîtes spatiales apparaissent comme très clairement différentes les unes des autres par leur fonctionnement trophique général. L'analyse des réseaux, et en particulier les indices de production nette du système et de production nette de qualité, calculés pour chacune de ces zones, nous permettent d'observer que ces trois zones diffèrent fortement en terme de fonction écologique. Rappelons que le système dans son ensemble apparaît comme importateur net de matière organique mais producteur de qualité, la matière importée étant surtout détritique, celle exportée étant surtout sous forme de bivalves ou de vecteurs biotiques, poissons ou oiseaux. Cependant, cette description globale ne traduit pas les fortes différences observées entre les 3 zones. Le bas d'estran, avec la présence des cultures conchylicoles, est producteur de qualité mais globalement importateur de matière organique. La zone intermédiaire est productrice de matière organique et de qualité. Le haut d'estran, bien que producteur net de matière organique, est globalement importateur de qualité, c'est à dire que, à l'inverse du bas d'estran, il dégrade la matière qui y arrive. Ainsi, la zone de milieu d'estran présente le fonctionnement classiquement attribué aux écosystèmes de vasières intertidales de type européen,

fortement productrices, mais cette production est globalement transformée dans le bas d'estran et dégradée dans le haut d'estran (Leguerrier 2005).

III. F. Bilan des connaissances acquises sur le fonctionnement de la vasière de Brouage

Notre principal système, étudié par ces étapes successives, présente différentes propriétés le caractérisant. Pour commencer, il s'agit d'un système « importateur », mais aussi « transformateur » puisque la qualité des éléments importés (détritus, plancton) est inférieure à celle des organismes exportés (bivalves cultivés, poissons, oiseaux). Cette caractéristique n'était pas visible dans le premier modèle 0D (Leguerrier et al. 2003). Elle apparaît dès le second modèle 0D (Leguerrier et al. 2004), bien que les échanges par transport ne soient alors définis que par les besoins internes du système, sans estimation des flux aux bornes physiques du système. Elle est ensuite confirmée par les calculs de débits fait à partir du modèle hydrodynamique (Van Houtte-Brunier 2001), dont les résultats seront utilisés pour la construction du modèle 0D suivant, avec prise en compte de deux saisons (Leguerrier 2005, Degré et al. en révision). De plus, cette caractéristique est aussi bien rencontrée en saison chaude que froide.

Cette production nette négative est surtout due à la forte consommation de matériel issu de la colonne d'eau par les bivalves cultivés. Ils y épuisent ainsi la matière vivante, ce qui favorise les comportements détritivores, dans l'ensemble du réseau, du fait des bilans de matière disponible. Ce sont aussi ces mêmes bivalves cultivés qui constituent une forte part de la production de qualité et expliquent que ce soit surtout au niveau du bas d'estran qu'on la trouve.

La vasière apparaît ainsi comme très fortement structurée spatialement avec en bas d'estran une zone fortement influencée par les cultures d'huîtres (et de moules). Un milieu d'estran où la production primaire microphytobenthique est forte, surtout en été. Cette matière vient ensuite alimenter le reste de la vasière et présente donc la caractéristique exportatrice communément attribuée aux vasières intertidales. Cette idée est par ailleurs en accord avec l'observation d'une source principalement autochtone de matière dans le réseau trophique (Kang 1999). Le haut d'estran se caractérise enfin par cette importation de matière par transport physique originaire du milieu

d'estran. Ce sont donc ces zones terminales de chaque côté qui sont responsables du fait que globalement la vasière intertidale est importatrice de matière.

Sur le plan du fonctionnement interne du réseau trophique, on gardera comme principaux résultats : 1) le fait que le comportement alimentaire dominant est détritivore et en particulier se portant sur les détritiques benthiques, 2) l'importance de la production primaire benthique, nettement supérieure à la production primaire planctonique, qui supporte ensuite des voies trophiques variées (redondantes) jusqu'aux vecteurs biotiques que sont les poissons et les oiseaux, 3) le rôle de compartiment clé joué par la nématofaune, plaque tournante du réseau trophique, 4) le fait que les foraminifères pourraient constituer un puits de matière pour le système, éliminant du réseau une partie de la forte production bactérienne hétérotrophe benthique, 5) des compartiments de la macrofaune très liés entre eux et 6) une exportation de matière par les vecteurs biotiques et par la commercialisation des bivalves cultivés. On observe enfin que le fonctionnement interne est très contrasté entre la saison chaude et la saison froide, comme pouvait le laisser entendre la différence d'aspect de la vasière entre l'été et l'hiver (changement de couleur en présence du biofilm microphytobenthique et nombreuses traces de broutage par les mulots en été). Le système est, en effet, en été, plus productif, plus complexe, présente plus de recyclage et est plus efficace, qu'en hiver.

On peut se poser la question de la nécessité de prendre en compte une telle complexité pour arriver à ces conclusions. Les fortes différences entre zones et entre saisons confirment l'importance de la saisonnalisation et spatialisation du modèle dans la description du fonctionnement de la vasière. D'autre part, le rôle joué par les différents compartiments a pu être analysé ce qui n'aurait pu être fait en présence d'un réseau trophique plus agrégé. Devant l'importance de la production bactérienne, le rôle clé joué par les nématodes et le rôle potentiellement important de puits joué par les foraminifères, il apparaît essentiel de ne pas négliger ces compartiments de petite taille. Enfin, le couplage benthos - pelagos et le couplage transport physique - flux trophique paraît lui aussi essentiel à la bonne appréhension du fonctionnement de la biocénose.

Toutes les caractéristiques présentées ci-dessus permettent d'améliorer la connaissance fondamentale du fonctionnement de l'écosystème concerné. Sur un plan plus appliqué, les impacts humains liés aux cultures d'huîtres et à une pollution par les phytosanitaires ont pu aussi être discutés. On est cependant alors dans une situation où il est important de prendre des précautions sur l'utilisation du résultat, les hypothèses faites étant très fortes. Dans cette utilisation des analyses de sensibilité, il s'agit alors plus d'indices sur le fonctionnement que d'une réelle simulation. Sur ce

plan, les indices développés dans la thèse de Delphine Leguerrier, issus des chaînes de Markov, sont eux aussi très informatifs et permettent de prévoir, par analyse des liens indirects entre compartiments, quels sont ceux les plus exposés à un risque devant la perturbation d'un autre compartiment.

Le cas de Brouage a ainsi permis la mise en application de toutes les nouvelles méthodes présentées en première partie, à l'exception de la Monte Carlo Inverse Analysis pour laquelle une optimisation du temps de calcul est nécessaire avant de l'appliquer à un modèle si complexe. La méthode de spatialisation présente encore, quant à elle, un problème mathématique non résolu à ce jour.

Pour finir, les résultats acquis à partir du modèle de Brouage ont permis de dégager un certain nombre de questions nécessitant des travaux expérimentaux ou d'observation. La caractérisation des échanges aux bornes de notre système demande une validation par des données de terrain. Il paraît en effet essentiel de quantifier *in situ* les flux de transport de matériel organique détritique et planctonique. L'exportation de matière par les poissons et les oiseaux est aussi un élément mal décrit dans les données prises en comptes à ce jour, mais fait déjà l'objet de travaux en cours. Il paraît aussi primordial de mieux maîtriser l'interface benthos - pelagos et, en particulier, la remise en suspension de la matière organique benthique est aussi un paramètre clé qui est encore très peu décrit à ce jour. Cette question concerne non seulement le microphytobenthos, mais aussi les bactéries benthiques et l'ensemble des compartiments animaux benthiques. Enfin, sur un plan purement trophique, la grande énigme demeure le devenir de la très forte production bactérienne hétérotrophe benthique. Sa consommation par les foraminifères est possible mais se pose alors la question du devenir de ces foraminifères dans le réseau trophique. Cette matière organique finit-elle par être disponible pour les autres animaux de la vase ou au contraire le réseau microbien hétérotrophe constitue-t-il un puits pour la matière organique ?

III. G. Perspectives pour les modèles benthos - pélagos

Les modèles sont donc amenés à évoluer continuellement, tant au niveau des méthodes qu'à celui des données qu'ils intègrent, et des scénarios peuvent être envisagés à chaque étape : répercussion d'une modification de la production primaire liée à la contamination, traçage de polluants, de métaux lourds, influence anthropique via les pratiques culturelles (moules, huîtres)... Ils permettent aussi une évolution concertée des recherches sur les processus trophiques concernant les vasières des Pertuis Charentais. Parmi les questions soulevées par les modèles successifs de la vasière de Brouage, on rencontre celle de la place des foraminifères dans le réseau trophique et de façon plus générale du devenir de la forte production bactérienne benthique.

III. G. 1. En cours : étude du devenir de la production bactérienne

Ces questionnements se sont traduits par le lancement d'une nouvelle thèse de doctorat : menée depuis octobre 2004 par Pierre-Yves Pascal.

Les vasières intertidales sont des écosystèmes à très forte production primaire benthique. Une attention particulière a donc été portée au déterminisme de cette production (Blanchard et al. 1998, 2002, Guarini et al. 1998, 2000) et à son devenir dans le réseau trophique (Riera et Richard 1996, Haubois 2003, Rzeznik 2004). Cependant, on observe que la production bactérienne benthique est du même ordre de grandeur que cette production primaire. Or, le devenir de cette production demeure énigmatique. C'est donc cette question qui est en cours d'étude. Le travail sur le sujet est essentiellement méthodologique jusqu'à aujourd'hui. Cependant, il apparaît que foraminifères et nématodes sont des compartiments consommateurs de ces bactéries benthiques. La quantification de cette consommation reste cependant à faire. On pourra alors aussi se demander ce que deviennent ensuite les foraminifères dans le réseau trophique et en particulier s'ils constituent un lien trophique vers des échelons supérieurs ou si au contraire ils constituent un puits pour le carbone, comme les modèles de Brouage le laissent supposer.

III. G. 2. Comparaison Marennes-Oléron et Bassin d'Arcachon

La comparaison d'écosystèmes intertidaux tempérés à dominance benthique, initiée avec les vasières de Brouage et de l'Aiguillon, sera complétée, dans le cadre du Chantier PNEC Littoral Atlantique par une comparaison avec le bassin d'Arcachon. Un modèle statique annuel benthique est déjà en place (Blanchet 2004) mais il faut le coupler avec un modèle planctonique pour que cette comparaison soit possible.

III. G. 3. Etude comparée de 2 sites plus ou moins anthropisés de l'estuaire du Mondego (Portugal)

Dans le même objectif de dresser un tableau des propriétés de fonctionnement des écosystèmes intertidaux tempérés meubles, une thèse est actuellement sur le réseau trophique de l'estuaire du Mondego (Portugal). L'approche mise en place repose sur les isotopes stables et sera complétée par une modélisation statique couplée à une analyse de réseau. L'intérêt du site est de présenter un bon historique d'études du benthos et de présenter des zones où l'impact humain est plus ou moins intense. Deux zones ont ainsi été choisies. La plus dégradée présente un faciès à enteromorphes tandis que la moins dégradée présente un herbier à zostères (Patricio et al. 2004). L'intérêt est que la zone dégradée est une ancienne zone à zostères de nature très proche de celle encore en bonne santé. La description détaillée du réseau trophique permettra ainsi de lancer une réflexion sur l'évolution des systèmes sous fort impact humain et les conséquences que cela peut avoir sur les propriétés d'ensemble des réseaux trophiques.

III. G. 4. Etude de la variation des indices globaux observés sur l'ensemble de ces sites en relation avec la diversité (programme MARBEF)

Cet ensemble de réseaux trophiques (vasières de Brouage et de l'Aiguillon, zone intertidale d'Arcachon, estuaire du Mondego), tous décrits en milieu intertidal tempéré, estuarien, permettra de m'insérer dans le projet MARBEF concernant les propriétés des réseaux trophiques en lien avec la biodiversité (projet FOODWEBIO, responsable : Adam Sokolowski). La principale propriété proposée actuellement comme candidate à une discussion sur les relations entre propriétés d'ensemble des réseaux trophiques et diversité spécifique est l'efficacité de transfert entre échelons trophiques. Cependant, d'autres propriétés pourraient être confrontées. En particulier, l'Ascendance est aujourd'hui proposée comme indicateur de qualité des écosystèmes anthropisés (Patricio et al. 2004) et sa prise en compte serait intéressante dans cette discussion.

IV. Activités d'animation de la recherche

J'ai, par mes recherches, une position particulière, m'obligeant à faire la connexion entre les résultats issus des recherches de très nombreux chercheurs. En effet, mon matériau de recherche est constitué des résultats des chercheurs et mon produit est un bilan qui confronte ces résultats et, le plus souvent, reformule de nouvelles questions que je renvoie aux chercheurs. Ce travail ne peut donc se faire qu'en lien étroit avec de nombreux chercheurs s'intéressant aux mêmes écosystèmes que moi. J'ai naturellement acquis, à partir de cette position privilégiée, une place d'animatrice de recherches qui s'est concrétisée en mars 2002 par la proposition de prendre la responsabilité d'une équipe au sein du LBEM. Celui-ci était alors en cours de redéfinition de ses objectifs et de sa structure dans l'objectif d'une reconnaissance par le CNRS. Cette équipe était constituée de 13 chercheurs, équivalents à 9,15 temps pleins, et de 9 doctorants. Elle a été très active dans ses recherches et son activité de publication et a été évaluée positivement par le CNRS au bout de deux ans.

Problématique et objectifs de l'équipe 1 du LBEM :

Ecosystèmes littoraux anthropisés : structure, fonctionnement, évolution.

La zone littorale se définit comme l'espace des influences réciproques entre domaines terrestres et maritimes, espace très structuré sous la forme d'un complexe d'écosystèmes interconnectés (estuaires, vasières intertidales, estrans rocheux, baies semi-fermées). Ces écosystèmes littoraux présentent les plus forts niveaux de productivité biologique de la planète (Walker et Mossa, 1982) et, de ce fait, ont été fortement anthropisés à travers l'exploitation de leurs ressources naturelles. L'évolution des recherches dans le domaine de l'écologie littorale au cours des 2 dernières décennies a fait apparaître un paradigme soulignant le rôle central des vasières intertidales, en termes de productivité, dans ce schéma général. Cette productivité enrichit la zone côtière adjacente et le milieu terrestre par voie trophique (déplacement physique des consommateurs secondaires) et hydrodynamique (courantologie, marée, flux estuariens).

Nous visons donc à décrire globalement le fonctionnement de ces écosystèmes à travers l'analyse de leurs réseaux trophiques. Pour ce faire, nous étudions la structure du réseau trophique de vasières intertidales des Pertuis charentais, qui constituent notre zone atelier, même si nous intervenons aussi dans d'autres systèmes dans une optique d'écologie comparative. Nous avons travaillé à la fois dans une perspective systémique pour faire émerger les propriétés d'ensemble du réseau et dans une optique plus réductionniste au niveau de chacun des compartiments trophiques. Nous avons aussi complété ce travail directement lié à la mesure de la productivité et des flux trophiques par une analyse de quelques processus de structuration spatio-temporelle de certaines populations et communautés constituant des compartiments trophiques essentiels.

L'équipe s'organise ainsi en deux axes principaux : 1) « Le réseau trophique des vasières intertidales » et 2) « Structuration des populations et communautés en zone littorale ». Un troisième axe initialement annoncé au sein de cette équipe était appelé « Observation à long terme » avec deux volets : (i) « Diversité biologique des estrans rocheux » et (ii) « Estrans vaseux ». Cet axe est actuellement affilié à deux structures extérieures au LBEM : Institut de Littoral et de l'Environnement pour le premier volet et l'ORE REPER pour le second.

Dans l'ensemble, nos travaux intègrent les contraintes liées aux activités humaines, et les conclusions tirées de nos études ont vocation à être utilisées et valorisées dans un contexte sociologique et politique plus large d'aménagement du territoire et de gestion intégrée et durable des activités humaines de ces zones littorales.

A l'issus de ces deux premières années, le laboratoire LBEM est entré dans une phase de fusion avec le CREMA, UMR IFREMER-CNRS de l'Houmeau, dans l'objectif de créer une UMR tripartite IFREMER – CNRS – Université de La Rochelle. Lors de l'établissement des perspectives de cette UMR, il est apparu naturel de rassembler tous les travaux concernant les réseaux trophiques au sein d'une équipe dont j'assurerai, à partir de la date de création de l'UMR (1^{er} janvier 2006) la responsabilité. Cette équipe s'intitule « Fonctionnement des réseaux trophiques aux interfaces continent – océan (REStRO). Elle se compose de 10 membres permanents et de 5 doctorants (Tableau 3).

Tableau 3 : composition de l'équipe REStRO

Membres permanents	Appartenance	Participation (%)	Doctorants	Années de thèse
G. Blanchard ¹	ULR	25	J.C. Auguet ^{1,2,5}	2001-2005
P. Bocher	ULR	100	O. Herlory ^{1,4}	2001-2005
D. Delmas ²	IFREMER	100	D. Leguerrier ⁶	2001-2005
C. Dupuy ³	ULR	100	E. Marquis ³	2003-2006
D. Fichet	ULR	100	P.Y. Pascal ⁶	2004-2007
J.-M. Guarini ⁴	CNRS	100		
H. Montanié ⁵	ULR	100		
N. Niquil ⁶	ULR	100		
G. Radenac	ULR	100		
P. Richard	CNRS	75		

^{1, 2, 3, 4 & 5} : responsables de thèse.

Problématique et objectifs de l'équipe REStRO du CRELA :

Fonctionnement des réseaux trophiques aux interfaces continent – océan

Les écosystèmes pris en compte représentent une surface plus large que ceux de l'équipe 1 du LBEM. Il s'agit de la série Estuaire / Baie littorale / Plateau continental, que l'on peut qualifier de méta-écosystème (Loreau et al. 2003). Les échanges entre habitats et écosystèmes y sont régis par l'hydrodynamique et par les stratégies d'exploitation des populations animales et végétales. Ainsi, certaines populations sont-elles localisées sur un type d'habitat particulier permettant de définir un écosystème, tandis que d'autres migrent ou sont déplacées d'un habitat à l'autre en faisant une connexion constante entre écosystèmes différents. Ces milieux sont le siège d'une forte productivité biologique (Walker & Mossa, 1982) et sont généralement largement exploités par la pêche et la conchyliculture. Cette exploitation représente une contrainte importante sur le fonctionnement des réseaux trophiques, avec pour conséquence probable une plus grande sensibilité aux effets des événements climatiques et des activités humaines toujours croissantes. Cependant, l'impact à moyen et à long terme de ces forçages est actuellement très mal évalué, principalement parce que la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques marins côtiers, et de leur dynamique, est encore beaucoup trop fragmentaire.

L'objectif de l'équipe est donc d'améliorer la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques de ces écosystèmes interconnectés. Il s'agit pour cela (i) de déterminer quelles sont les relations trophiques existantes, (ii) d'en décrire la dynamique spatio-temporelle afin d'en comprendre le déterminisme (impact des facteurs biotiques et abiotiques), (iii) de les modéliser afin de dégager les propriétés émergentes à l'échelle du réseau trophique, de tester des hypothèses de fonctionnement et de simuler des scénarios plausibles quant à l'évolution du système à court ou long terme.

Ces objectifs sont posés dans un contexte particulier lié à la diversité des sources de matière et à la complexité des dynamiques spatiales et temporelles faisant intervenir des échelles variées. Ces écosystèmes sont aussi caractérisés par une forte connectivité qui se traduit par des échanges de matières sous des formes très variées (sels nutritifs, microalgues, détritiques, virus, poissons, oiseaux...), faisant jouer des vecteurs biotiques ou le transport physique, et interagissant fortement avec le réseau trophique. Enfin, le spectre de compétence des intervenants permet, grâce à leur complémentarité, d'aborder l'étude des réseaux trophiques dans toute leur complexité structurelle, depuis les études de processus jusqu'à la caractérisation des propriétés émergentes.

L'équipe s'organise en 2 axes de recherche :

- L'axe 1 Réseaux trophiques microbiens planctoniques (Responsable d'axe C. Dupuy) s'intéresse aux modalités de fonctionnement interne du réseau planctonique en réponse aux forçages biotiques et abiotiques, le long du continuum estuaire / baie semi-fermée / colonne d'eau du plateau continental. Il centre son intérêt sur le fonctionnement du réseau microbien, sous les angles des contrôles par les apports continentaux et de sa connexion avec les compartiments métazoaires.

Action 1 : Contrôle de la production bactérienne par les apports de matière dissoute (organique et sels nutritifs) et les virus en bassin semi-fermé

Action 2 : Dynamique du réseau microbien du plateau continental et rôle des protozoaires dans le transfert de matière vers les poissons pélagiques

- L'axe 2 Fonctionnement du réseau trophique des vasières intertidales et son influence sur les écosystèmes littoraux semi-fermés (Responsable d'axe P. Richard) cherche à comprendre le fonctionnement du réseau trophique dans les baies macrotidales semi-fermées, où les estrans vaseux sont dominants. Il analyse le devenir de la production primaire et bactérienne dans le réseau trophique et notamment l'importance de l'exportation par voie biotique par rapport à l'exportation par transport physique.

Action 1 : Etude des processus trophiques entre compartiments du réseau intertidal

Action 2 : Etude des propriétés globales du réseau trophique

Action 3 : Couplage benthos-pelagos et échanges inter-systèmes

V. Bilan et perspectives générales

Tous les travaux présentés dans ce document présentent comme objectif de décrire le fonctionnement d'un écosystème littoral (à l'exception du lac Biwa) et de répondre à une question plus appliquée concernant le rôle des activités humaines dans ce fonctionnement et l'impact potentiel d'une modification de ces activités. L'étude du lac Biwa, bien que non littorale, était similaire par sa problématique. Dans tous ces cas, nous avons répondu par la construction d'un modèle statique des flux trophiques par analyse inverse (Vézina et Platt 1988), dont les propriétés émergentes ont été dégagées par analyse des réseaux (Ulanowicz 1986, Wulff et al. 1989). Si ces méthodes numériques ont été appliquées sans modification aux cas des écosystèmes appréhendés par leur réseau trophique planctonique, le passage aux réseaux à dominance benthique nous a demandé de les faire évoluer.

Ces nouveaux outils numériques sont apparus comme bien adaptés pour réaliser la synthèse des résultats acquis sur Brouage et pour en décrire le fonctionnement. En ce qui concerne l'application à l'étude des impacts humains, leur utilisation est plus discutable. Nous avons soulevé plus tôt le problème lié à la réalisation de simulations à l'aide des modèles statiques. On suppose en effet que, à l'exception de la modification imposée, tous les autres données restent constantes. Seule la modification directe de disponibilité alimentaire est donc prise en compte, tous les effets indirects étant négligés. Il paraîtrait alors plus adapté de réaliser un modèle dynamique où chaque processus serait décrit de façon mécaniste et les paramètres calibrés sur des séries temporelles adaptées. Si toutes les variables forçantes essentielles sont alors bien prises en compte, il paraît possible de réaliser de meilleures simulations des impacts humains. De telles études ont déjà été menées sur les questions liées à la capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron (Bacher 1989). Se limiter à un nombre réduit de compartiments ne posait pas de problèmes pour la question posée. Cependant, lorsque l'on s'intéresse à l'impact d'une activité humaine sur le fonctionnement d'un écosystème intertidal comme celui de la vasière de Brouage, on se trouve face à la question de la simplification. On a vu l'importance de la variété des sources de matière (importation, production primaire benthique et planctonique, détritus), le rôle de plaque tournante de la nématofaune, le rôle des foraminifères, potentiellement essentiel si le fait qu'ils constituent un puits est confirmé. Il semble

donc nécessaire de conserver l'ensemble de ces compartiments. Ensuite, si l'on s'intéresse à la fonction de nourricerie pour les poissons où de site d'hivernage pour les oiseaux, il faut encore ajouter plusieurs compartiments de macrofaune, pour illustrer les préférences alimentaires.

La question devient alors : faire un modèle dynamique du fonctionnement de la vase avec plus de dix compartiments a-t-il un sens ? En mettant à part la nécessité d'énormes moyens humains et financiers, la question de la pertinence d'une telle approche peut se poser. Si on prend l'exemple du modèle développé par Jean-Marc Guarini pour décrire le devenir de la biomasse microalgale benthique, le formalisme des équations mathématiques reste suffisamment simple pour qu'une résolution mathématique soit possible, de même qu'une étude précise des propriétés mathématiques des solutions. Dans le cas d'un modèle à dix compartiments ou plus, une telle résolution devient impossible car on aurait alors dix équations différentielles couplées. On entre alors dans le domaine de la simulation numérique. La question que je me pose alors, et que je renvoie aux mathématiciens, est de savoir à quel point un tel modèle peut tout de même être décrit mathématiquement. Le risque que j'entrevois est que l'on soit incapable de discerner les propriétés écologiques du modèle des propriétés mathématiques.

Je pense donc que la complémentarité des approches numériques employées est une richesse pour notre communauté scientifique qui doit être préservée. De plus, les approches statiques que j'emploie permettent, même sans réaliser des simulations, de donner une idée des risques liés aux impacts, tout à fait complémentaires de ce qu'un modèle dynamique apporterait par ces simulations nécessairement simplificatrices de la biocénose.

Les modèles statiques et dynamiques sont de plus déjà utilisés en complément. Outre le modèle hydrodynamique utilisé pour les flux de transports, la production primaire des modèles statiques est évaluée à partir du modèle dynamique établi à Brouage (Guarini et al. 2000) et les résultats du modèle statique permettront prochainement de calibrer le broutage des diatomées de ce même modèle. L'idéal serait de réaliser ces estimations en boucle, jusqu'à parvenir à une estimation stable des flux de production et de broutage.

Plutôt que d'évoluer vers une modélisation dynamique du système Brouage, j'ai donc fait le choix d'évoluer vers l'écologie comparative, en diversifiant les écosystèmes que j'étudierai à l'avenir. En particulier, plusieurs modèles complexes couplés benthos - pélagos devraient être élaborés, dans différents systèmes intertidaux semi-fermés tempérés de substrat meuble et leurs propriétés émergentes seront évaluées. Différentes attentes reposent sur ces comparaisons de propriétés

émergentes, qui permettront alors peut-être à l'avenir de répondre pleinement à la question du titre de ce rapport : de quoi les propriétés émergentes sont-elles indicatrices ?

Nous avons vu par nos résultats que ces propriétés émergentes étaient tout d'abord indicatrices du fonctionnement des biocénoses étudiées et, en particulier, de la place de certaines activités humaines dans ce fonctionnement. On a vu aussi qu'elles permettaient de comparer le fonctionnement de réseaux trophiques complexes entre différents écosystèmes. Enfin, nous avons vu qu'elles pouvaient donner des indices de sensibilité de ces biocénoses vis à vis des impacts humains et de prévoir certains risques.

Pour aller plus loin, ce que j'attends de la multiplication des systèmes complexes étudiés et des évaluations de leurs propriétés émergentes, c'est de pouvoir aborder la question de l'évolution des écosystèmes et de l'organisation de leur biocénose. La biocénose est en effet le résultat d'une évolution historique ayant mené à leur état actuel. Les mécanismes d'une telle évolution sont encore inconnus. De plus, cette évolution récente peut se faire avec plus ou moins de pression humaine. La question que je souhaite aborder est celle de l'utilisation des indices globaux présentés au cours de ce rapport, comme indicatrices de l'évolution des systèmes. On se place ainsi dans la continuité des débats menés, par exemple, sur l'importance du recyclage dans les écosystèmes, en fonction de leur maturité (Odum 1969, Baird et Ulanowicz 1993, Christensen 1995), ou sur l'évolution de l'Ascendance et du degré de spécialisation des voies trophiques (Ulanowicz 1986, 1997, Patricio et al. 2004).

Outre une indication sur l'évolution naturelle des écosystèmes, les propriétés émergentes des réseaux trophiques peuvent être indicatrices d'un état d'évolution sous la pression de l'Homme. Cette pression humaine peut prendre l'aspect d'une perturbation ou d'une exploitation (Frontier et al. 2004) et nécessite de développer des indicateurs d'écosystèmes, soit des techniques capables d'évaluer les changements des environnements côtiers (voir Directive Cadre sur l'Eau 2000/60/EC de l'Union Européenne). Cette Directive demande en particulier de définir des niveaux de qualité et de classer les sites côtiers en 5 classes de qualité environnementale. L'évolution des indices proposés restait jusqu'à présent cantonnée à une prise en compte des biomasses, même si leur appréhension a évolué vers la prise en compte d'aspects fonctionnels (e.g. indice AMBI, Borja et al. 2000, Salas et al. 2004). En 2004, un premier article a proposé l'utilisation d'un indice d'analyse des réseaux, donc basé sur les flux de matière : il s'agit de l'Ascendance (Patricio et al. 2004). Cet indice permet de

caractériser la spécialisation des voies trophiques et permet donc de passer à une vision purement systémique, s'intéressant aux interactions plutôt qu'aux stocks.

Derrière tous ces questionnements, on retrouve finalement la même question : « qu'est ce qu'un écosystème de bonne qualité ? ». Seule une comparaison étendue de nombreux réseaux en utilisant toujours les mêmes techniques permettra d'aller plus loin, en cherchant à observer vers quelles propriétés évoluent les systèmes, naturellement et sous pression anthropique. On pourra alors se poser la question du mécanisme selon lequel les écosystèmes évoluent. Question centrale qui reste la grande énigme des écologues pour les décennies à venir.

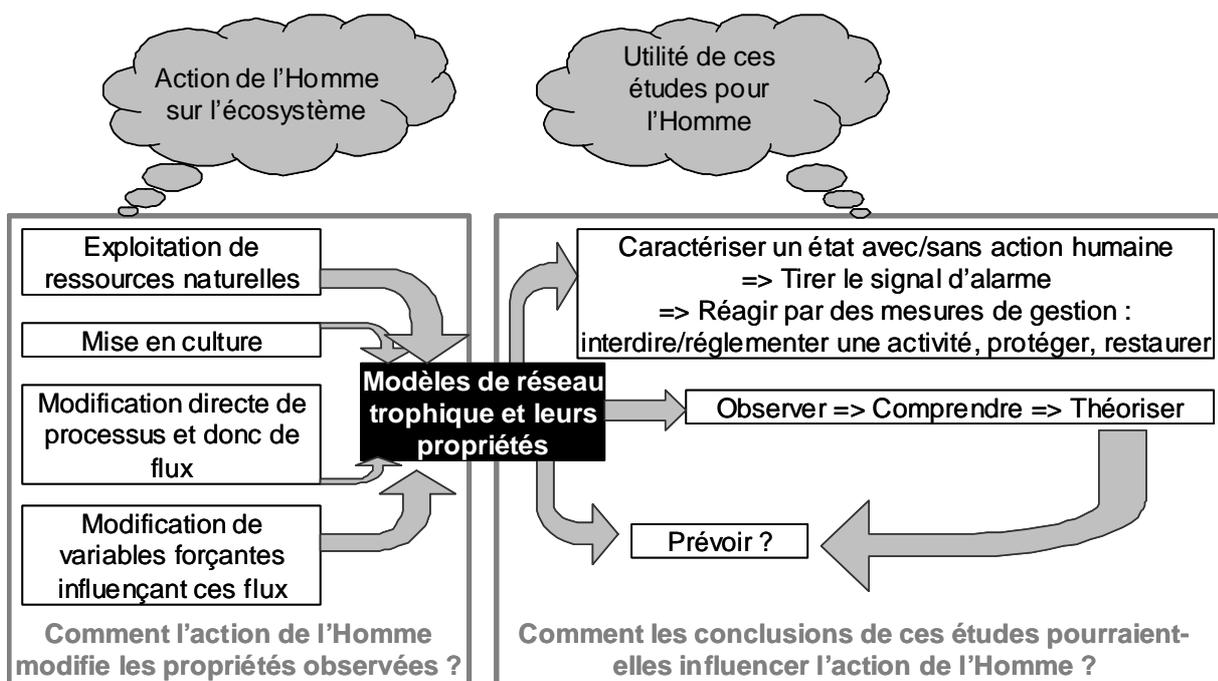


Figure 18 : schéma récapitulatif de la relation entre les recherches sur les modèles de réseaux trophiques et l'Homme.

V. Collaborations et participation à des programmes de recherche

Thème de recherche	Parag.	Collaborations et doctorats ou stages concernés	Programmes de recherche
Couplage saisonnier	I.A.2.	<i>D.Leguerrier</i> , C.Bacher (Ifremer)	ACI EQ, ACI ECCO
Couplage spatial	I.A.3.	<i>D.Leguerrier</i> , C.Bacher	idem
Principe de parcimonie	I.A.4.	L.Legendre (LOV), G.Jackson (TAMU), S.Morand (CNRS), A.Franc (INRA), A.Vézina (BIO)	
MCIA	I.A.5.	<i>D.Leguerrier</i> , C.Bacher, A.Franc	idem
Analyses de sensib.	I.B.1.	<i>D.Leguerrier</i> , C.Bacher	idem
Chaînes de Markov	I.B.2.	<i>D.Leguerrier</i> , C.Bacher, E.Benoît (U.LaRochelle)	idem
Takapoto	II.A.	B.Delesalle (EPHE), L.Legendre, A.Sakka (U. Tunis), G.Jackson	PGRN, contrat EVAAM
Comparaison atolls	II.A.	P.Dufour (COM), B.Delesalle + nb chercheurs	Typatoll (PNRCo)
Lac Biwa	II.B.	<i>G.Bartoli</i> , L.Legendre, J.Urabe (U. Kyoto), G. Jackson, M. Kumagai (LBRI)	CRAB
Golfe de Gascogne plancton	II.C.	<i>E.Marquis</i> , C.Dupuy, A.Herbland (Ifremer), D.Delmas (Ifremer) + nb chercheurs	PNEC GdG
GdG plancton/poissons	II.E.1.	<i>E.Marquis</i> , C.Dupuy, P.Petitgas (Ifremer)	PNEC GdG + contrat Ifremer
GdG modèle ECOPATH	II.E.2.	C.Dupuy, O.LePape (ENSAR), F.Leloc'h (IRD), <i>C.Pusineri</i> , <i>G.Certain</i> , <i>E.Marquis</i> + nb chercheurs	PNEC GdG
Lagune de Bizerte	II.E.3.	<i>B.ElGrami</i> , A.Sakka, M.Gosselin (UQAR)	AUF
Brouage	III.A-F.	<i>D.Leguerrier</i> , C.Bacher + nb chercheurs	ACI EQ, ACI ECCO, PEVS
Brouage huîtres	III.A.2.	<i>D.Leguerrie</i> , <i>A.Petiau</i> , A.Bodoy (Ifremer)	Contrat Ifremer
Brouage herbicides	III.C.	<i>D.Leguerrier</i> , <i>G.Kerleguer</i> , P.Richard (Ifremer)	PEVS
Comparaison Aiguillon/Brouage	III.B. et III.D.	<i>D.Leguerrier</i> , <i>D.Degre</i> (travail commun), P.G.Sauriau (CNRS) + nb chercheurs	ACI ECCO, Contrat ONCFS
Devenir production bactérienne benthique	III.G.1.	<i>P.Y.Pascal</i> , C.Dupuy, P.Richard + nb chercheurs	ECCO , PNEC LA
Comparaison Brouage/Arcachon	III.G.2.	H.Blanchet (U. Bordeaux), P.Chardy (U.Bordeaux)	PNEC LA
Estuaire du Mondego	III.G.3.	<i>A.Baeta</i> , J.C.Marques (IMAR)	
Diversité / propriétés du réseau trophique	III.G.4.	H.Asmus (AWI), A.Sokolowski (U. Gdansk) + nb chercheurs	MARBEF

Organismes de rattachement des chercheurs :

LOV + Laboratoire Océanologique de Villefranche sur mer, TAMU = Texas A&M University, College Station, USA, BIO = Bedford Institute of Oceanography, Dartmouth, Canada, EPHE = Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan, COM= Centre Océanographique de Marseilles, LBRI = Lake Biwa Research Institute, Otsu, Japon, ENSAR = Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes, UQAR = Université du Québec à Rimouski, Canada, IMAR = Institute of Marine Research, Coimbra, Portugal, AWI = Alfred Wegener Institut.

Programmes de Recherche :

ACI EQ = Action Concertée Incitative Ecologie Quantitative, ACI ECCO = ACI Ecosphère Continentale, PGRN = Programme Général de Recherche sur la Nacre, EVAAM = Etablissement pour la Valorisation des Activités Aquacoles et Maritimes (Polynésie Française), PNRCO = Programme National Récif Corallien, CRAB = Cyanobacteria Risk Assessment Program, PNEC GdG = Programme National ENvironnement Côtier chantier Golfe de Gascogne, AUF = Agence Universitaire de la Francophonie, PEVS = Programme Environnement Vie et Société, Atelier vasière de Brouage, ONCFS = Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, MARBEF = Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning, Réseau d'excellence de l'Union Européenne, 6^{ème} PCRD.

Références

- Amarista M, Niquil N, Balzan C, Pointier JP (2001) Interspecific competition between freshwater snails of medical importance: a Venezuelan example. *C R Acad Sci Paris, Sci Vie* 324:1-6
- Bacher C. (1989) Etude de la capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: utilisation d'un modèle couplé de transport particulaire et de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. Thèse de Doctorat, U. Bretagne Occidentale, 149 p.
- Baird D, McGlade JM, Ulanowicz RE (1991) The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philos Trans R Soc Lond* 333:15-29
- Baird D, Milne H (1981) Energy flow in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Est Coast Shelf Sci* 13:455-472
- Baird D, Ulanowicz RE (1993) Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Mar Ecol Prog Ser* 99:221-237
- Blanchard GF, Guarini JM, Bacher C, Huet V (1998) Contrôle de la dynamique à court terme du microphytobenthos intertidal par le cycle exondation-submersion. *C R Acad Sci Paris, Sci Vie* 321:501-508
- Blanchard GF, Guarini JM, Richard P, Gros P (1997) Seasonal effect of the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *J Phycol* 33:723-728
- Blanchard GF, Simon-Bouhet B, Guarini JM (2002) Properties of the dynamics of intertidal microphytobenthic biomass. *J Marine Biol Assoc UK* 82:1-2
- Blanchet H (2004) Structure et fonctionnement des peuplements benthiques du Bassin d'Arcachon. Thèse de doctorat, U. Bordeaux 1, 220p
- Borja A, Franco J, Perez V (2000) A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within european estuaries and coastal environments. *Mar Pollut Bull* 40:1100-1114
- Brando VE, Ceccarelli R, Libralato S, Ravagnan G (2004) Assessment of environmental management effects in a shallow water basin using mass-balance models. *Ecol Model* 172:213-232
- Caron DA, Lim EL, Miceli G, Waterbury JB, Valois FW (1991) Grazing and utilization of chroococcoid cyanobacteria and heterotrophic bacteria by protozoa in laboratory cultures and a coastal plankton community. *Mar Ecol Prog Ser* 76:205-217
- Charpy-Roubaud CJ (1988) Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie française). *Oceanol acta* 11: 241-248
- Christensen V (1995) Ecosystem maturity - toward quantification. *Ecol Modelling*, 77 3-32
- Degré D, Leguerrier D, Armynot du Chatelet E, Rzeznik J, Auguet J-C, Dupuy C, Marquis E, Fichet D, Struski C, Joyeux E, Sauriau P-G, Niquil N (en révision) Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*
- Dini F, Nyberg D (1999) Growth rates of marine ciliates on diverse organisms reveal ecological specializations within morphospecies. *Microb Ecol* 37:13-22
- Drossel B, McKane A (2003) Modelling food webs. In: Stefan Bornholdt and Heinz Georg Schuster (eds.), *Handbook of graphs and networks*, Wiley-VCH, Berlin
- Dupuy C, Pastoureaud A, Niquil N, Rickaert M (in prep) HPLC and cell microscopy characterization of the phytoplankton communities and environmental influence in a coastal pond.
- Finn JT (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J theor Biol* 56:363-380

- Frontier S, Pichod-Viale D, Leprêtre A, Davoult D, Luczak C (2004) *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Coll. Sciences Sup, 3ème édition, Dunod, Paris
- Gaedke U (1995) A comparison of whole community and ecosystem approaches (biomass size distribution, food web analysis, network analysis, simulation models) to study the structure, function and regulation of pelagic food webs. *J Plankton Res* 17 (6) : 1273 – 1305.
- Garet MJ (1996) Transformation bactérienne de la matière organique dans les sédiments côtiers. Relation entre les métabolismes respiratoires et les activités exoprotéolytiques bactériennes. Thèse de doctorat, U. Bordeaux II
- Gouletquer P, Héral M (1997) Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. In: MacKensie CL, Bunell VG, Rosenfield A (Eds), *The history, present condition, and future of the Molluscan fisheries of North America and Europe*. NOAA Technical Report NMFS 129, Department of Commerce, Seattle, Washington, pp. 137-164
- Guarini JM, Blanchard GF, Bacher C, Gros P, Riera P, Goulet D, Galois R, Prou J, Sauriau PG (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar Ecol Prog Ser* 166:131-141
- Guarini JM, Blanchard GF, Gros P (2000) Quantification of the microphytobenthic primary production in European intertidal mudflats - a modelling approach. *Cont Shelf Res* 20:1771-1788
- Haubois AG (2003) Etude des transferts trophiques entre le microphytobenthos et la macrofaune dépositivore d'une vasière intertidale de la Baie de Marennes-Oléron. Thèse de Doctorat, U. La Rochelle, 183 p
- Herbland A, Delmas D, Sautour B, Artigas F (1998) Phytoplankton spring bloom of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay : early phosphorus limitation and food-web consequences. *Oceanol. acta*, 21: 279-291
- Heymans JJ, Shannon LJ, Jarre A (2004) Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s and 1990s. *Ecol Model* 172:175-195
- Jørgensen SE, Ladegaard N, Debeljak M, Marques JC (2005) Calculations of exergy for organisms *Ecol Modelling* 185:165-175
- Kay J, Graham LA, Ulanowicz RE (1989) A detailed guide for network analysis. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) *Network analysis in marine ecology. Methods and applications*. Springer-Verlag, Berlin, p 15-61
- Kang CK (1999) Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron : utilisation du traçage isotopique naturel. Thèse de Doctorat, U. Nantes, Faculté des Sciences et techniques.
- Labry C, Herbland A, Delmas D (2002) The role of phosphorus on planktonic production of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. *J Plankton Res* 24: 97-117
- Labry C, Herbland A, Delmas D, Laborde P, Lazure P, Froidefond JM, Jegou AM, Sautour B (2001) Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. *Mar Ecol Prog Ser* 212:117-130
- Laffargue P, Lagardère F, Amara R, Arnaud C (2003) Environmental factors of growth variations of 0-group sole (*Solea solea*) in the Pertuis Breton nursery (Bay of Biscay, France). In: *Fifth International Symposium on Flatfish Ecology*. Port-Erin, I. of Man, U.K., 3-7 Nov. 2002
- Legendre L, Rassoulzadegan F (1996) Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans. *Mar Ecol Prog Ser* 145:179–193
- Legrand H (2004) Effet des herbicides atrazine et diuron sur la capacité photosynthétique du microphytobenthos. DEA EDEL, U. La Rochelle
- Leguerrier D (2005) Construction et étude d'un modèle de réseau trophique de la vasière de Brouage (Bassin de Marennes-Oléron, France). Prise en compte de la saisonnalité et des échanges physiques pour la synthèse constructive des connaissances sur une zone intertidale d'une région tempérée. Thèse de doctorat, U. La Rochelle. 286 p + annexes

- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O, Bacher C (2003) Food web numerical analysis of an intertidal mudflat ecosystem: Brouage, Marennes-Oléron Bay, France. *Mar Ecol Prog Ser* 246:17-37
- Leguerrier D, Niquil N, Petiau A, Bodoy A (2004) Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar Ecol Prog Ser* 273:147-162
- Leguerrier D, Bacher C, Benoît E, Niquil N (sous presse) A probabilistic approach of flow-balanced network based on Markov chains. *Ecol Modelling*
- Le Loc'h F (2004) Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne . Thèse de doctorat, U. Bretagne Occidentale.
- Le Pape O, Chauvet F, Mahévas S, Lazure P, Guérault D, Désaunay Y (2003a) Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *J Sea Res* 50:139-149
- Le Pape O, Holley J, Guérault D, Désaunay Y (2003b) Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Est Coast Shelf Sci* 58:793-803
- Loreau M, Mouquet N, Holt RD (2003) Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecol Lett* 6:673-679
- Loret P (1999) Le régime alimentaire et la sélection des particules chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* dans le lagon de Takapoto (Tuamotu, Polynésie française). Thèse de doctorat de l'Université de la Polynésie Française.
- Loret P, LeGall S, Dupuy C, Blanchot J, Pastoureaud A, Delesalle B, Caisey X, Jonquières G (2000a) Heterotrophic protists as a trophic link between picocyanobacteria and the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (Tuamotu, French Polynesia) *Aquat Microb Ecol* 22: 215-226
- Loret P, Pastoureaud A, Bacher C, Delesalle B (2000b) Phytoplankton composition and selective feeding of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (Tuamotu Archipelago , French Polynesia): in situ study using optical microscopy and HPLC pigment analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 199:55-67
- Marquis E, Niquil N, Hartmann HJ, Delmas D, Herbland A, Sautour B, Labry C, Bonnet D, Carlotti F, Laborde P, Dupuy C (in prep). Planktonic food web dynamics related to phytoplankton bloom development within the Bay of Biscay, France.
- Moll A, Radach G (2003) Review of 3-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system. Part 1 : models and their results. *Progress oceanogr* 57 : 175-217
- Monaco ME, Ulanowicz RE (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three US mid-Atlantic estuaries. *Mar Ecol Prog Ser* 161:239-254
- Niquil N (1995) Structures spatiales du phytoplancton dans un lagon corallien et influences environnementales (hydrologie, météorologie) sur sa répartition. *Journal de recherche Océanographique*, 20:150-151
- Niquil N (1998) Etude par la modélisation du fonctionnement et de la stabilité du réseau trophique planctonique d'un lagon d'atoll (Takapoto, Polynésie française). Thèse de doctorat de l'Université de Perpignan et de l'EPHE.
- Niquil N (in prep) Parsimony in food webs ?
- Niquil N, Arias-González JE, Delesalle B, Ulanowicz RE (1999) Characterization of the planktonic food web of Takapoto Atoll lagoon, using network analysis. *Oecologia* 118:232-241
- Niquil N, Bartoli G, Urabe J, Jackson GA, Legendre L, Dupuy C, Kumagai K (in prep) Carbon steady-state model of the planktonic food web of Lake Biwa, Japan.
- Niquil N, Jackson GA, Legendre L, Delesalle B (1998) Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 165:17-29
- Niquil N, Kerleguer G, Leguerrier L, Richard P, Legrand H, Dupuy C, Pascal PY, Bacher C (soumise aux Cahiers de Biologie Marine) How would the loss of production due to an herbicide have repercussions in the food web of

an intertidal mudflat ? Sensitivity analysis of an inverse model for Brouage mudflat, Marennes-Oléron Bay, France.

- Niquil N, Pouvreau S, Sakka A, Legendre L, Addressi L, Le Borgne R, Charpy L, Delesalle B (2001) Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Aquat Living Resources* 14:165-174
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164:732-731
- Ortiz M, Wolff M (2002) Trophic model of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile): comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. *J Exp Mar Biol Ecol* 268:205-235
- Patten BC (1995) Environs, emergy, transformity and energy value. In: Hall CAS (Ed). *Maximum Power: Application of the Ideas of Howard Odum to Ecology, Economics and Engineering*. University of Colorado Press, Niwot, Colorado. pp. 255-278
- Patricio J, Ulanowicz RE, Pardal MA, Marques JC (2004) Ascendency as an ecological indicator: a case study of estuarine pulse eutrophication. *Est Coast Shelf Sci* 60: 23-35
- Pimm SL (1982) *Food webs*. Chapman and Hall, London, UK.
- Riera P, Richard P (1996) Isotopic determination of food source of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuar. Coast Shelf Sci*. 42:347-360
- Rybarczyk H, Ellkaïm B (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Est Coast Shelf Sci* 58:775-791
- Rzeznik J. (2004) Contribution de la méiofaune aux transferts des métaux dans le réseau trophique de la baie de Gdansk (Baltique) et de la baie de Marennes-Oléron (Atlantique). Thèse de Doctorat, U. La Rochelle.
- Sakka A (1999) Structure et dynamique de la communauté planctonique dans le lagon de l'atoll de Takapoto (archipel des Tuamotu, Polynésie Française). Thèse de doctorat de l'Université Laval à Québec.
- Sakka S, Legendre L, Gosselin M, Niquil N, Delesalle B (2002) Carbon budget of the planktonic food web in an atoll lagoon (Takapoto, French Polynesia). *J Plankton Res* 24:301-320
- Salas F, Neto JM, Borja A, Marques JC (2004) Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine systems: the case of Mondego estuary (Portugal). *Ecol Indicators* 4: 215 – 225
- Sandberg J, Elmgren R, Wulff F (2000) Carbon flows in Baltic Sea food webs - a re-evaluation using a mass-balance approach. *J Mar Syst* 25:249-260
- Sasal P, Niquil N, Bartoli P (1999) Community structure of digenean parasites of sparid and labrid fishes of the Mediterranean sea: a new approach. *Parasitology*, 119 : 635 – 548
- Sauriau PG, Mouret V, Rincé J-P (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol acta* 12:193-204
- Sautour B, Artigas LF, Delmas D, Herbland A, Laborde P (2000) Grazing impact of micro- mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. *J Plankton Res* 22:531-552
- Sommer U, Stibor H (2002) Copepoda, Cladocera, Tunicata : the role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecol Res* 17:161-174
- Torréton JP, Pagès J, Dufour P, Cauwet G (1997) Bacterioplankton carbon growth yield and DOC turnover in some coral reef lagoons. *Proc. 8th International Coral Reef Symposium*, 1:947-952, HA Lessios ed., Allen Press New York.
- Triplet P, Le Dréan-Quénech'hdu S, Mahéo R (2001) Incidence des infrastructures portuaires et des activités humaines sur l'abondance et la répartition des limicoles sur le littoral français. In: Drévès L, Chaussepied M (eds) *Restauration des écosystèmes côtiers*. Brest, p. 243-255
- Ulanowicz RE (1986) *Growth and Development*. Springer-Verlag, New-York

- Ulanowicz RE (1997) Ecology, the ascendant perspective. 201 pp. Columbia University Press, NY
- Ulanowicz RE (1999) NETWRK 4.2 a package of computer algorithms to analyze ecological flow networks. <http://www.cbl.cees.edu/~ulan/ntwk/network.html>
- Vanhoutte-Brunier (2001) Devenir de l'atrazine dans le bassin de Marennes-Oléron. Approche par la modélisation hydrodynamique, hydrosédimentaire et biogéochimique. Rapport de DEA EDEL, U. La Rochelle
- Vézina AF (1989) Construction of flow networks using inverse methods. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (Eds), Network analysis in marine ecology. Methods and applications. Springer-Verlag, Berlin.
- Vézina AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the oceans. 1. Best-estimates of flow networks using inverse methods. Mar Ecol Prog Ser 42:269-287
- Walker HJ, Mossa J (1982) Effect of artificial structures on coastal lagoon processes and forms. Oceanol acta, 5:191-198
- Walters C, Christensen V, Pauly D (1997) Structuring dynamics models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in fish biology and fisheries 7 : 139-172
- Wulff F, Field JG, Mann KH (1989) Network analysis in marine ecology: methods and applications. Springer-Verlag, Berlin.

Résumé :

L'écologie a vu se développer, depuis une vingtaine d'années, une vision systémique se concentrant sur les interactions entre composantes de l'écosystème. L'association de ces composantes fait émerger des propriétés globales et agit en retour sur les propriétés des composantes. Ces propriétés sont dites émergentes. Leur étude a été appliquée aux réseaux trophiques de différents écosystèmes, pour la plupart littoraux, par des approches numériques visant à construire et analyser des modèles statiques. Une telle approche fait le choix de négliger certains aspects : structures spatiales, dynamiques temporelles, forçage des processus, dans l'objectif de favoriser la prise en compte d'un maximum de compartiments dans une vision synthétique. Ce travail repose entièrement sur les résultats acquis sur les différents compartiments et processus, avec comme objectif d'en faire une synthèse, de les confronter, et de dégager des propositions d'étude de nouveaux processus ou compartiments peu renseignés.

De ma thèse à aujourd'hui, j'ai travaillé sur des questions relatives aux réseaux trophiques planctoniques avec, dans chaque situation, un contexte appliqué et un objectif fondamental. Celui-ci consiste à comprendre le fonctionnement de ce réseau planctonique. L'axe directeur utilisé pour discuter de la nature de ces différents réseaux trophiques planctoniques est essentiellement celui de Legendre et Rassoulzadegan (1996) reposant sur un gradient entre deux états : le réseau microbien et le réseau herbivore classique. On a ainsi pu dégager de nouveaux modes de fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques et ces propriétés dégagées viennent enrichir la réflexion menée sur le problème appliqué soulevé dans chaque milieu.

Suite à mon recrutement à l'Université de La Rochelle, la demande du LBEM était que je travaille sur les vasières intertidales tempérées, en couplant benthos et colonne d'eau. Le choix de conserver une approche en modèles statiques afin de prendre en compte au maximum la diversité fonctionnelle imposait de modifier les outils numériques pour les adapter à cet écosystème macrotidal. Les innovations apportées ont principalement concerné la modification de l'algorithme de l'analyse inverse par une approche de Monte Carlo, le couplage spatial par les flux de transport et des saisons, le développement d'indices basés sur les chaînes de Markov (liens lents ou rapides entre compartiments). L'application de ces méthodes à l'ensemble des données acquises sur le site de Brouage dans les Pertuis Charentais a permis de dégager les caractéristiques suivantes : i) rôle primordial du réseau microbien benthique : microphytobenthos, bactéries hétérotrophes, foraminifères, ii) rôle de cul-de-sac de la matière organique par les foraminifères (la place exacte des foraminifères dans le réseau reste à déterminer), iii) la nématofaune est la plaque tournante du réseau, iv) le réseau est importateur de détritiques et exportateur de matière de « qualité », au sens de l'exergie. A partir de ce modèle, des scénarios ont pu être simulés sur des scénarii de culture et la conséquence d'une chute des productions primaires sur la nourriture disponible. Le modèle couplé en boîtes spatiales a permis de dégager 3 modes de fonctionnement distincts en fonction de la hauteur sur la zone intertidale. Outre ce travail sur la vasière de Brouage un travail de comparaison inter – sites a été initié par l'établissement d'un modèle à deux saisons sur la vasière de l'Aiguillon, au nord des Pertuis Charentais. Le fonctionnement trophique de cette vasière est très proche de celui de Brouage. Il s'en démarque surtout par un rôle moindre des bivalves cultivés et une forte exportation de matière par les poissons brouteurs (mulets).

Outre une indication sur l'évolution naturelle des écosystèmes, les propriétés émergentes des réseaux trophiques peuvent être indicatrices d'un état d'évolution sous la pression de l'Homme. Il est alors nécessaire de développer des indicateurs d'écosystèmes capables d'évaluer les changements des environnements côtiers. L'utilisation des indices d'analyse des réseaux devrait permettre de passer à une vision systémique, s'intéressant aux interactions plutôt qu'aux stocks. Seule une comparaison étendue de nombreux réseaux en utilisant toujours les mêmes techniques permettra d'aller plus loin, en cherchant à observer vers quelles propriétés évoluent les systèmes, naturellement et sous pression anthropique.