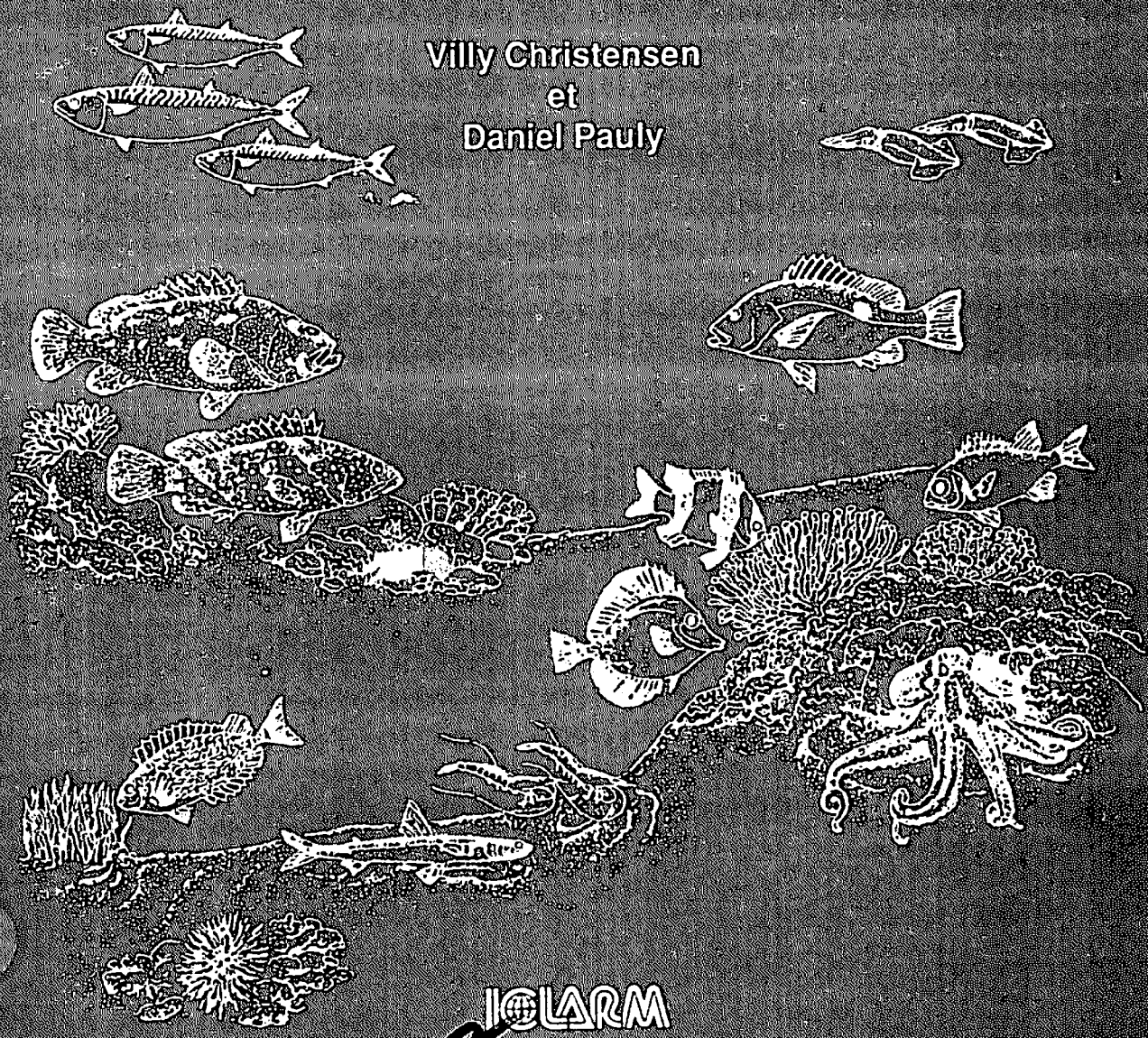


SH  
207  
S6f  
# 6f  
1992  
c.!

# GUIDE DU LOGICIEL ECOPATH II (version 2.1)

Villy Christensen  
et  
Daniel Pauly



**ICLARM**  
Manille, Philippines

Library



1000013231

mal

#162

# **GUIDE DU LOGICIEL ECOPATH II** **(version 2.1)**

**Villy Christensen**  
**et**  
**Daniel Pauly**

**Adaptation française**  
**Jacques Moreau**

**Avec l'assistance technique de**  
**C. Lhomme-Binudin**

**SOFTWARE 6**

**CENTRE INTERNATIONAL DE GESTION DES RESSOURCES**  
**AQUATIQUES VIVANTES (ICLARM), MANILLE, PHILIPPINES**

**Guide du logiciel ECOPATH II  
(version 2.1)**

SH  
207  
56  
#6f  
1992  
c.1

MAY 20 1997

V. CHRISTENSEN  
D. PAULY

Adaptation française  
J. Moreau

Avec l'assistance technique de  
C. Lhomme-Binudin

Septembre 1992

Edité par le Centre international de gestion des  
ressources aquatiques vivantes (ICLARM),  
MC P.O. Box 2631, Makati 0718,  
Manille, Philippines

Christensen V. et D. Pauly. 1992. Guide du logiciel ECOPATH II (version 2.1)  
ICLARM Software 6, 120 p. Centre international de gestion des  
ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines

Couverture : organismes choisis dans l'écosystème corallien de Bolinao,  
au nord de l'île de Luçon, Philippines (Dessin de O. Espiritu).

ISSN 0116-6964

ICLARM Contribution No. 637

13602

**Le poisson ne vit pas seul...**

## TABLE DES MATIERES

PREFACE DU TRADUCTEUR .....	ix
1. RESUME/ABSTRACT .....	1
2. INTRODUCTION .....	2
3. LE MODELE ECOPATH II .....	3
4. LA VERSION 2.1 D'ECOPATH II .....	6
4.1 Changements de la version 1.0 à la version 2.0 .....	6
4.2 Nouvelles caractéristiques de la version 2.1 .....	7
4.3 Améliorations futures .....	9
4.4 Copyright et responsabilité .....	9
5. DEFINITION D'UN SYSTEME .....	9
6. L'EQUILIBRE ENERGETIQUE D'UN GROUPE .....	10
6.1 La consommation .....	11
6.1.1 <i>Le Producteur</i> .....	11
6.1.2 <i>L'importation</i> .....	11
6.2 Les mortalités .....	11
6.2.1 <i>L'immigration</i> .....	13
6.2.2 <i>L'exportation</i> .....	13
6.2.2.1 Les captures .....	13
6.2.2.2 L'émigration .....	13
6.2.3 <i>La mortalité par prédation</i> .....	13
6.2.4 <i>Les autres mortalités</i> .....	14
6.3 La respiration .....	14
7. L'EXPRESSION DES DIFFERENTS PARAMETRES .....	15
7.1 La consommation .....	15
7.2 La production .....	17
7.3 La prédation .....	17
7.4 La nourriture non assimilée .....	18
7.5 Les autres mortalités .....	18
8. L'INSTALLATION ET LA MISE EN MARCHÉ D'ECOPATH II .....	19
8.1 L'installation .....	19
8.2 La mise en marche d'ECOPATH II .....	20
9. L'ENTREE DES DONNEES : ECOEDIT .....	22
9.1 Commentaires concernant le fichier .....	22
9.2 Les unités de mesure .....	22
9.2.1 <i>Les unités d'énergie</i> .....	22
9.2.2 <i>Les unités liées aux éléments minéraux</i> .....	23
9.2.3 <i>Les unités de temps</i> .....	24
9.3 Le détritit et la production primaire totale .....	24

9.3.1	<i>La biomasse du détrit</i>	25
9.3.2	<i>L'exportation et l'importation de détrit</i>	25
9.3.3	<i>La production primaire totale</i>	25
9.4	<b>L'entrée des valeurs des paramètres de base</b>	26
9.4.1	<i>Dénomination des espèces ou des groupes</i>	27
9.4.2	<i>Producteur, consommateur ou les deux à la fois ?</i>	27
9.4.3	<i>Les exportations comprennent les captures</i>	27
9.4.4	<i>La biomasse totale</i>	27
9.4.5	<i>PB, le rapport Production/Biomasse</i>	29
9.4.6	<i>QB, le rapport Consommation/Biomasse</i>	29
9.4.7	<i>EE, le rendement écotrophique</i>	29
9.4.8	<i>GE, le coefficient de transformation</i>	29
9.4.9	<i>L'écran pour l'entrée des captures</i>	29
9.4.10	<i>La nourriture non assimilée</i>	31
9.4.11	<i>La composition du bol alimentaire</i>	32
9.5	<b>Les besoins en paramètres du modèle</b>	33
9.6	<b>La sauvegarde des données</b>	34
10.	<b>LA CORRECTION DES DONNEES</b>	35
10.1	<b>Choisir un fichier</b>	35
10.2	<b>Changer la valeur d'un paramètre</b>	35
10.3	<b>Ajouter de nouveaux groupes</b>	35
10.4	<b>Supprimer des groupes</b>	35
10.5	<b>Sauvegarder les corrections</b>	36
11.	<b>L'IMPRESSION DES FICHIERS</b>	36
12.	<b>L'ESTIMATION DES PARAMETRES MANQUANTS</b>	36
12.1	<b>Choisir un fichier</b>	36
12.2	<b>La méthode de calcul</b>	36
12.3	<b>Evaluer la qualité des résultats d'ECOPATH II</b>	38
12.3.1	<i>Les valeurs de EE sont-elles entre 0 et 1 ?</i>	38
12.3.2	<i>Le rendement écotrophique du détrit</i>	39
12.3.3	<i>Les coefficients de transformation sont-ils vraisemblables ?</i>	40
12.4	<b>L'impression des résultats</b>	40
12.5	<b>Les paramètres calculés : indices et rapports</b>	40
12.5.1	<i>Les flux vers le détrit</i>	40
12.5.2	<i>La consommation de nourriture</i>	40
12.5.3	<i>Les quantités exportées ou ingérées</i>	41
12.5.4	<i>Le rendement net</i>	41
12.5.5	<i>Les niveaux trophiques</i>	42
12.5.6	<i>L'index d'omnivorie</i>	43
12.5.7	<i>La respiration</i>	43
12.5.8	<i>L'assimilation</i>	43
12.5.9	<i>Le rapport Respiration/Assimilation</i>	44
12.5.10	<i>Le rapport Production/Respiration</i>	44
12.5.11	<i>Le rapport Respiration/Biomasse</i>	44
12.6	<b>Résumé des Statistiques</b>	45
12.6.1	<i>Les transferts totaux</i>	45
12.6.2	<i>La production primaire totale</i>	46

12.6.3	<i>Le rapport Production primaire totale/Respiration du système</i>	46
12.6.4	<i>Le rapport Production primaire/Biomasse du système</i>	46
12.6.5	<i>Le rapport Biomasse/Transferts du système</i>	47
12.6.6	<i>La production nette du système</i>	47
12.6.7	<i>Le rapport Respiration/Biomasse du système</i>	47
12.6.8	<i>Le rendement de la pêche</i>	47
12.6.9	<i>La biomasse totale du système et les captures</i>	48
12.6.10	<i>L'indice de connexion</i>	48
12.6.11	<i>L'indice d'omnivorie du système</i>	50
12.7	La répartition des mortalités	50
12.8	Les indices de sélection	50
12.9	La sauvegarde des résultats	53
13.	REPRESENTATION GRAPHIQUE DES FLUX	53
13.1	L'approche empirique personnelle	53
13.2	Règles et recommandations	54
13.2.1	<i>L'emploi de l'axe des Y</i>	54
13.2.2	<i>L'emploi de l'axe des X</i>	54
14.	CYCLES ET ITINERAIRES TROPHIQUES	56
14.1	Sélectionner un fichier	56
14.2	L'écran ou l'imprimante	56
14.3	Menu des cycles et itinéraires trophiques	57
14.3.1	<i>Des producteurs primaires au consommateur</i>	57
14.3.2	<i>Des producteurs au consommateur par l'intermédiaire d'une proie donnée</i>	59
14.3.3	<i>D'une proie à tous les prédateurs du sommet</i>	59
14.3.4	<i>Tous les cycles</i>	59
14.3.5	<i>Des producteurs à tous les prédateurs du sommet</i>	60
14.3.6	<i>Pas de sauvegarde</i>	60
15.	LES INDICES DES FLUX DU RESEAU	60
15.1	L'ascendance	61
15.2	L'indice de recyclage	63
15.3	Le regroupement trophique	63
15.4	Les impacts trophiques combinés	68
15.4.1	<i>Représentation graphique</i>	71
15.4.2	<i>Impression des résultats</i>	71
15.5	La sauvegarde des résultats	71
16.	L'AGREGATION (REGROUPEMENT) DES GROUPES	71
16.1	Sélectionner un fichier	72
16.2	L'agrégation des groupes choisis	72
16.3	Minimiser la diminution de l'ascendance	74
16.4	Sauvegarder et utiliser le nouveau fichier	75
17.	L'EXPORTATION DE FICHIERS SOUS D'AUTRES FORMATS	75
18.	LE PONT SCOR/ECOPATH	77
	REMERCIEMENTS	78

<b>ANNEXES</b>	.....	<b>79</b>
<b>ANNEXE 1 :</b>	<b>Définition de quelques termes employés dans la construction des modèles de relations trophiques équilibrés</b>	<b>79</b>
<b>ANNEXE 2 :</b>	<b>Dimensions, unités et définitions de quelques indices présentés par Ulanowicz (1986)</b>	<b>80</b>
<b>ANNEXE 3 :</b>	<b>Définition et symboles des variables utilisées dans l'annexe 4.</b>	<b>82</b>
<b>ANNEXE 4 :</b>	<b>Description des algorithmes</b>	<b>85</b>
<b>ANNEXE 5 :</b>	<b>Les modèles de relations trophiques : ECOPATH I et II</b>	<b>90</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	.....	<b>116</b>



## PREFACE DU TRADUCTEUR

Le Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM) a, parmi ses missions, celle de créer et de diffuser auprès des institutions concernées des méthodes d'étude des milieux aquatiques et de leurs populations.

Par ailleurs, depuis plusieurs années, l'ICLARM assure la diffusion d'une partie de ses travaux en langue française, essentiellement à destination de l'Afrique francophone.

ECOPATH II est un logiciel destiné à schématiser le fonctionnement trophique des écosystèmes aquatiques, à partir des connaissances que l'on possède sur l'écologie et la démographie des différentes communautés qui y vivent. Le premier message qui apparaît à l'écran dit, en substance, ceci :

ECOPATH II a été réalisé dans le cadre de l'activité appelée « ICLARM Software Project » et il est distribué, sur demande, accompagné d'un manuel d'utilisation au prix coûtant de 20 \$ US couvrant le prix de la disquette, du manuel et de l'envoi par avion. Le paiement doit être effectué en \$ US par ordre de virement international ou au moyen de coupons de l'UNESCO. Les chèques en dollars US ne sont acceptés que s'ils sont tirés sur une banque domiciliée sur le territoire des Etats-Unis. Toutefois, ECOPATH II est offert gratuitement aux personnes et institutions qui collaborent avec l'ICLARM dans le cadre du projet « Comparaison globale des modèles trophiques plurispécifiques », financé par l'Agence danoise pour le développement international (DANIDA).

Le traducteur a lui même utilisé ECOPATH II à plusieurs reprises (Moreau et Nyakageni, 1988 ; Moreau et coll., 1992 ; Palomares et coll., 1992). Il a pu en apprécier la facilité d'emploi, le bien fondé des concepts mis en œuvre ainsi que l'aide que ECOPATH II peut apporter dans une étude synthétique et pluridisciplinaire du fonctionnement des écosystèmes aquatiques.

C'est pour ces différentes raisons que la présente version française du manuel, originellement en anglais, est mise à la disposition des utilisateurs potentiels francophones, notamment ceux d'Afrique, qui ont désormais la possibilité de valoriser, de façon collective et concertée, des travaux de terrain le plus souvent réalisés de façon isolée.

Certains termes anglo-saxons nouveaux, notamment ceux liés à la théorie d'Ulanowicz (1986), ont présenté des difficultés de traduction. Il faut toutefois espérer que la pensée des auteurs a été fidèlement restituée ; les remarques et suggestions à ce sujet seront les bienvenues.

Par ailleurs, les « documents » figurant dans la version originelle et représentant l'écran de l'ordinateur tel qu'il apparaît au cours du travail ont été repris, et sont suivis, sur la même page, de leur traduction française. Des messages supplémentaires apparaissent sur l'écran ; leur traduction est également donnée dans l'ordre chronologique.

L'ICLARM, et plus particulièrement les auteurs d'ECOPATH II, Daniel Pauly, Villy Christensen et leurs collègues, notamment Sandra A. Gayosa et Catherine Lhomme-Binudin doivent être remerciés de leur confiance et de leurs conseils.

J. Moreau  
février 1992  
Manille

## **GUIDE DU LOGICIEL ECOPATH II (version 2.1)**

Christensen, V. et D. Pauly. 1992. Guide du logiciel ECOPATH II (version 2.1) ICLARM Software 6, 120 p. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines.

### **RESUME**

Ce manuel décrit l'emploi du logiciel ECOPATH II ainsi que les concepts qui y sont associés. Conçu pour des ordinateurs utilisant MS DOS, ECOPATH II permet de construire et d'équilibrer des modèles de relations trophiques pour les écosystèmes aquatiques.

ECOPATH II est structuré autour d'un système d'équations linéaires proposé initialement par J.J. Polovina et ses collègues. Il comprend aussi des programmes pour le calcul de plusieurs indices de maturité des écosystèmes et d'échanges de flux proposés par les écologistes théoriques, notamment E.P. Odum et R.E. Ulanowicz.

Le manuel présente également, en annexe 5, une discussion du deuxième auteur sur différents aspects de l'application d'ECOPATH II ainsi que sur ses limites.

### **ABSTRACT**

This guide documents the use and background of the ECOPATH II software system written for MS DOS computers for straightforward construction and parametrization of steady-state trophic models of aquatic ecosystems.

ECOPATH II is structured around a system of linear equations initially proposed by J.J. Polovina and coworkers, and also incorporates routines from the computation of several maturity and network flow indices proposed by various theoretical ecologists, notably E.P. Odum and R.E. Ulanowicz.

This guide includes, in Annex 5, a discussion by the second author on various aspects of application of ECOPATH II and on its limitations.

## 2. INTRODUCTION

Le logiciel décrit dans ce manuel est conçu pour vous aider à construire un modèle simple de fonctionnement d'un écosystème aquatique. Le terme « modèle » a plusieurs acceptions : pour les scientifiques, et surtout les biologistes travaillant au niveau d'un écosystème, un modèle est une description cohérente, mettant en relief certains aspects de l'écosystème étudié pour en comprendre le fonctionnement.

Ainsi, un modèle peut être un texte (on parle alors de « modèles verbaux ») ou un graphique montrant les relations entre les différents composants d'un écosystème. Un modèle peut aussi être un ensemble d'équations dont les paramètres décrivent des « états » (les éléments contenus dans le modèle) et des « coefficients » (de croissance, de mortalité, de consommation alimentaire) caractérisant ces composants.

Le comportement des modèles mathématiques est difficile, et souvent impossible, à explorer sans ordinateur. Ceci est surtout vrai des modèles de simulation, c'est-à-dire, ceux qui représentent les écosystèmes en suivant, dans le temps, le comportement interactif des composants principaux.

Les modèles de simulation sont difficiles à construire et il est encore plus délicat de les faire simuler de façon réaliste le comportement de l'écosystème sur un long laps de temps sans que tout ne se « fracasse ». C'est l'une des raisons pour lesquelles la plupart des biologistes aquatiques n'osent ni se lancer dans la construction de tels modèles ni même rechercher le dialogue avec les modélisateurs qui, souvent non biologistes eux-mêmes, connaissent mal les interactions complexes entre les organismes vivants.

Toutefois, un modèle n'est pas forcément un modèle de simulation. Il existe différentes manières de construire des modèles quantitatifs qui permettent de contourner les difficultés rencontrées dans les modèles de simulation et qui offrent, en revanche, la plupart des avantages que présentent les modèles de simulation à part entière, savoir :

- (i) exiger, de la part des biologistes ou des écologistes, de revoir, standardiser et homogénéiser toutes les données dont ils disposent sur un écosystème donné, et de mettre en évidence toutes les lacunes possibles ;
- (ii) exiger, pour le modélisateur, de repérer les estimations de paramètres chiffrés mutuellement incompatibles qui empêcheraient le système de fonctionner (par exemple : des productions de proies qui seraient trop faibles pour satisfaire les besoins de leurs prédateurs) ;
- (iii) exiger également de dialoguer entre collègues de différentes disciplines. Ainsi, les planctonologistes devront coopérer avec les ichtyologistes ou des spécialistes d'autres groupes de prédateurs ou, au moins, lire leurs travaux.

Pour bénéficier de ces avantages, sans pour autant se lancer dans la construction de modèles de simulation, il suffit de se limiter à la description d'états et de coefficients moyens (ou « états équilibrés »).

Cette restriction n'est pas aussi contraignante qu'elle n'y paraît à première vue. Elle est cohérente avec les travaux de la plupart des biologistes aquatiques dont les estimations

chiffrées sont aussi des moyennes valables pour une certaine durée, même si cela n'est pas explicite.

Le démarche proposée ici est donc d'employer, dans un contexte plurispécifique, les estimations des « états » et des « coefficients » disponibles pour chaque espèce afin de décrire de façon précise et quantitative les écosystèmes aquatiques uniquement au cours du laps de temps pour lequel les données chiffrées disponibles sont valables.

Bien souvent, la durée considérée sera l'année mais les valeurs chiffrées des paramètres pourront être valables pour plusieurs années successives et un modèle peut être valable pour dix ans ou plus si l'écosystème n'a alors subi que des changements mineurs.

Quand un écosystème a été profondément bouleversé, deux modèles, ou davantage, peuvent être nécessaires pour représenter l'écosystème avant, pendant, et après ces bouleversements. Ainsi a-t-on décrit l'écosystème littoral péruvien avant et après l'effondrement des pêcheries d'anchois dû au phénomène d'upwelling (Jarre et coll., 1991). Plusieurs autres exemples de ce type figurent dans l'ouvrage de Christensen et Pauly (1992b).

Lorsqu'on étudie des changements saisonniers, on peut construire un modèle par saison, ou deux modèles extrêmes : un pour « l'été » et l'autre pour « l'hiver ». Baird et Ulanowicz (1989) ont construit quatre modèles décrivant les saisons dans la baie de Chesapeake et un modèle moyen pour l'année complète. Le même principe peut être appliqué en aquaculture où l'étang, les producteurs et les consommateurs peuvent être décrits au début, au milieu et à la fin du cycle de production (Christensen et Pauly, 1992b).

L'identification judicieuse des périodes devant être assez longues pour avoir suffisamment de données chiffrées et assez courtes pour que des bouleversements importants n'aient pas eu le temps d'intervenir, permet de résoudre les problèmes d'interprétation liés à l'absence d'échelle de temps des modèles d'états équilibrés (Annexe 5).

ECOPATH II associe la démarche de J.J. Polovina (1984a) pour l'estimation de la biomasse et de la consommation de nourriture des divers éléments (espèces ou groupes d'espèces) d'un écosystème aquatique et celle de R.E. Ulanowicz (1986) qui analyse les flux entre les éléments de cet écosystème.

Les implications de l'association de ces deux démarches, proposée en 1987 (Pauly et coll., 1992) n'ont pas été suffisamment approfondies et ce manuel n'est pas écrit dans ce but. Nous avons cherché, en revanche, à clarifier certains termes et certaines opérations qu'implique l'utilisation du logiciel ECOPATH, tout au long de ce guide et dans les annexes où sont présentées les définitions de termes employés dans l'interprétation des résultats d'ECOPATH II.

L'annexe 1 présente quelques concepts liés à la construction de modèles trophiques proposés et utilisés par les écologistes théoriques (notamment R.E. Ulanowicz, 1986) et couramment utilisés par les biologistes halieutiques. L'annexe 2 donne les définitions des principaux indices proposés par Ulanowicz (1986). Ces deux annexes ne prétendent pas remplacer le livre d'où sont extraites les définitions mais sont destinées, on l'espère, à en faciliter la compréhension.

Les annexes 3 et 4 donnent le détail de plusieurs algorithmes pour le calcul de certains paramètres, y compris les équations correspondantes et des descriptions de calculs particuliers. L'annexe 5, qui ne figure pas dans la version anglaise et la version espagnole actuellement sous presse, présente une discussion sur les problèmes d'application d'ECOPATH II à différents systèmes.

Un livre décrivant les différents aspects d'ECOPATH II et de ses nombreuses applications (Christensen et Pauly, 1992a) est à présent disponible. Des tirés-à-part peuvent en être obtenus auprès des auteurs.

### 3. LE MODELE ECOPATH II

Le programme principal d'ECOPATH II est dérivé du programme ECOPATH de Polovina et Ow (1983), et Polovina (1984b, 1985).

Le principe en est de modéliser un écosystème par un système de  $n$  équations linéaires pour les  $n$  groupes composant l'écosystème en les écrivant ainsi pour chaque groupe (i) :

Production par (i) = toutes prédatons sur (i) + pertes autres que celles dues à la prédation + exportations .

En employant les notations de l'annexe 3 on écrit :

$$P_i - B_i M_{2i} - P_i (1 - EE_i) - EX_i = 0 \quad \dots 1)$$

où  $B_i$  est la biomasse de (i),  
 $P$  est la production du groupe (i),  
 $M_{2i}$  est la mortalité dont (i) est victime par prédation,  
 $EE_i$  est le rendement écotrophique de (i),  
 $(1 - EE_i)$  est la mortalité autre que par prédation, et  
 $EX_i$  est la part de la production de (i) qui est exportée.

L'équation (1) peut être aussi écrite :

$$B_i P B_i - \sum_j B_j Q B_j D C_{ji} - P B_i B_i (1 - EE_i) - EX_i = 0$$

ou encore ;

$$B_i P B_i EE_i - \sum_j B_j Q B_j D C_{ji} - EX_i = 0 \quad \dots 2)$$

où  $P B_i$  est le rapport<sup>a)</sup> Production/Biomasse,  
 $Q B_i$  est le rapport<sup>a)</sup> Consommation de nourriture/Biomasse, et  
 $D C_{ji}$  est la fraction de la proie (i) dans le régime alimentaire de son prédateur (j).

---

a) NdT : Tout au long de ce manuel, PB désigne P/B et QB désigne Q/B pour simplifier l'écriture des équations.

Sur le principe de l'équation (2), on peut écrire, en termes explicites, un système de  $n$  équations linéaires :

$$\begin{aligned} B_1PB_1EE_1 - B_1QB_1DC_{11} - B_2QB_2DC_{21} - \dots - B_nQB_nDC_{n1} - EX_1 &= 0 \\ B_2PB_2EE_2 - B_1QB_1DC_{12} - B_2QB_2DC_{22} - \dots - B_nQB_nDC_{n2} - EX_2 &= 0 \\ &\vdots \\ &\vdots \\ B_nPB_nEE_n - B_1QB_1DC_{1n} - B_2QB_2DC_{2n} - \dots - B_nQB_nDC_{nn} - EX_n &= 0 \end{aligned} \quad \dots 3)$$

Ce système peut être reformulé (d'après l'algorithme 5 de l'annexe 4) :

$$\begin{aligned} a_{11} X_1 + a_{12} X_2 + \dots + a_{1m} X_m &= Q_1 \\ a_{21} X_1 + a_{22} X_2 + \dots + a_{2m} X_m &= Q_2 \\ &\vdots \\ &\vdots \\ a_{n1} X_1 + a_{n2} X_2 + \dots + a_{nm} X_m &= Q_n \end{aligned} \quad \dots 4)$$

où  $n$  est le nombre d'équations et  $m$  le nombre d'inconnues.

Ceci peut s'écrire aussi sous la forme d'une matrice :

$$[A]_{n,m} * [X]_m = [Q]_m \quad \dots 5)$$

Si l'on peut inverser la matrice, cette équation devient :

$$[X]_m = [A^{-1}]_{n,m} * [Q]_m \quad \dots 6)$$

Si le déterminant de la matrice est nul ou si celle-ci n'est pas carrée, elle n'a théoriquement pas d'inverse. Toutefois, une inverse dite « généralisée » peut être calculée dans la plupart des cas par la méthode de Mackay (1981) que nous avons adoptée dans ECOPATH II. Si le système d'équations comporte plus d'équations que d'inconnues et si les équations ne sont pas cohérentes les unes avec les autres, la méthode de l'inversion généralisée donne des estimations de moindres carrés qui minimisent les incohérences ou divergences.

Si, en revanche, le système est indéterminé (plus d'inconnues que d'équations) on obtiendra tout de même une réponse cohérente avec les données disponibles.

Pour optimiser ECOPATH II, plusieurs algorithmes ont été introduits pour calculer certains paramètres manquants sans avoir recours à la méthode de l'inversion généralisée. Ces algorithmes, qui rendent le programme plus rapide, tiennent compte du fait que de nombreux éléments de la matrice des régimes alimentaires sont connus comme nuls. Cette information est utilisée pour augmenter le nombre de paramètres qui peuvent être évalués (Annexe 4).

Certaines conditions sont toutefois requises, savoir qu'en général pour chaque groupe, une seule valeur de  $B_i$ , ou  $PB_i$ , ou  $EE_i$  peut être inconnue. Il arrive, cependant, que  $QB_i$  puisse également être inconnu (Annexe 4, Algorithme 3). Les exportations et le régime alimentaire doivent toujours être connus.

## 4. LA VERSION 2.1 D'ECOPATH II

### 4.1 Changements de la version 1.0 à la version 2.0

La modification majeure par rapport à la version 1.0 est intervenue dans la structure des fichiers. Les fichiers « .EII » de la version 1.0 doivent être transformés avant de pouvoir être utilisés dans la présente version. Ainsi, dans la précédente version, le rapport Consommation/Biomasse était  $QB_0$ , la biomasse  $B_0$  et l'importation  $IM_0$ . Maintenant, on a :  $QB_n = ((QB_0 * B_0 + IM_0) / B_0)$ . En outre, le régime alimentaire des groupes recevant des importations devra être modifié pour incorporer ces dernières. Si votre estimation de  $QB$  provenait d'une origine indépendante du modèle lui-même, vous ne devrez pas la modifier. Notez toutefois que l'estimation qui vous a été fournie dans la première version est très vraisemblablement biaisée.

Outre la suppression des bogues identifiées dans la version 1.0, la version 2.0 et les mises à jour ultérieures comportent les améliorations suivantes :

1. On peut inclure des groupes dont la consommation est plus petite que la production (ceci s'applique à des consommateurs qui sont aussi autotrophes, comme les coraux ou les bécards).
2. Il n'est pas indispensable d'incorporer des producteurs primaires ; ceci est toutefois important pour l'étude des écosystèmes cavernicoles et abyssaux.
3. Le détritisme est défini de façon stricte comme ne contenant que de la matière organique morte, donc non susceptible de respiration.
4. Le détritisme doit toujours figurer dans l'écosystème. Il y sera, au besoin, inclus par défaut.
5. Le calcul de nouveaux indices a été ajouté dans les programmes de calculs des paramètres et d'étude des réseaux.
6. Une méthode proposée par R.E. Ulanowicz permet de répartir les transferts totaux de chaque groupe ou « boîte » entre différents niveaux trophiques représentés par des nombres entiers. Le programme permet de calculer les rendements trophiques pour chacun de ces niveaux trophiques.
7. Le calcul du niveau trophique sous forme décimale a été modifié de façon à suivre les normes du Programme biologique international. Pour cela, le niveau trophique des producteurs et du détritisme a été fixé comme étant égal à 1.
8. Un rapport de broutage (« forage ratio ») standardisé a été inclus. Il est indépendant du niveau d'abondance de la proie, contrairement à l'indice de sélectivité d'Ivlev.
9. Une méthode qui permet de calculer des « impacts trophiques combinés » a été incorporée. Elle utilise la matrice de Leontief comme Hannon et Joiris (1989), et Ulanowicz et Puccia (1990) l'ont récemment suggéré. Ce programme calcule les impacts directs et indirects à l'intérieur d'un écosystème. C'est une façon de répondre, partiellement, à la question « Qu'arriverait-il si... ? ».

10. Un nouveau programme a été installé pour regrouper des composants de l'écosystème. Toute combinaison de deux groupes peut faire l'objet de cette agrégation soit sur choix délibéré de l'opérateur soit après identification par le programme des deux groupes qui, une fois agrégés, minimisent la diminution de ce qu'on appelle « l'ascendance » de l'écosystème (Annexe 2). Le nouveau fichier ainsi constitué peut être utilisé pour un nouvel essai de regroupement de deux composants ou pour réaliser des analyses avec d'autres programmes d'ECOPATH II.
11. Le programme d'étude des cycles et des « itinéraires trophiques » a été amélioré.

#### 4.2 Nouvelles caractéristiques de la version 2.1

Voici un bref résumé des changements par rapport à la version 2.0 :

Menu :	Pas de changements importants
<D> Saisie des données	Supprimée ; appelez <E> à la place
<E> Correction (« Edit »)	Ce programme est aussi celui utilisé pour créer de nouveaux fichiers.
<H> Impression (« Hard copy »)	Pas de changements importants
<P> Estimation des paramètres	Changements importants
<C> Cycles et itinéraires trophiques	Pas de changements importants
<N> Indices des flux du réseau	Changements importants
<A> Agrégations	Pas de changements importants
<X> Fichier d'exportation	Pas de changements importants
<S> Ponts SCOR/ECOPATH	Pas de changements importants

1. Le format des fichiers de données est resté inchangé. Les fichiers issus de la version 2.0 peuvent donc être utilisés directement.
2. Le programme ne nécessite plus l'emploi des touches « Verr Num » (« Numlock ») ou « Verr Maj » (« Capslock »).
3. Pour éviter d'éventuelles incompatibilités d'imprimante, le programme n'utilise plus l'option d'avancement de page (« Page feed »).
4. Installation sur disque dur : Un nouveau programme permet l'utilisation d'ECOPATH II à partir d'une disquette de 5 pouces 1/4. Des bogues ont été supprimées du programme d'installation à partir de la disquette de 3.5 pouces.
5. Estimation des paramètres : Une bogue, présente dans la version 2.0 donnait un rendement net égal au rendement brut. Elle a été supprimée.
6. Estimation des paramètres : Dû à une bogue, on ne pouvait afficher sur écran les coefficients de mortalité naturelle que pour un maximum de 18 groupes. Ces mortalités sont maintenant affichées, même pour les groupes qui ne sont pas pêchés.
7. Estimation des paramètres : La méthode de calcul du niveau trophique a été changée. Ainsi, pour un consommateur strict ( $PP = 0$ ), on considère que toute importation a le même niveau trophique que les autres proies. Pour les producteurs, une importation n'affecte pas le niveau trophique.



8. **Indices des flux du réseau :** Par suite d'une bogue, le programme s'interrompait quand l'indice de recyclage ne pouvait être calculé. Désormais, un message d'erreur apparaît à l'écran.
9. **Indices des flux du réseau :** Le programme de calcul de l'ascendance a été modifié pour pouvoir y incorporer l'information résultant de ces calculs.
10. **Indices des flux du réseau :** Outre la longueur moyenne d'un itinéraire trophique selon Finn :  $(\text{transferts}) / (\Sigma \text{exportations} + \Sigma \text{respirations})$ , on a inclus le calcul de la longueur de l'itinéraire trophique direct :  $(\text{transferts} - \text{recyclage}) / (\Sigma \text{exportations} + \Sigma \text{respirations})$ .
11. **Indices des flux du réseau :** L'indice de recyclage est maintenant calculé en incluant le recyclage par le détritit. On est ainsi en accord avec la méthode d'Ulanowicz (1986, p. 63). En outre, on donne aussi la valeur d'un indice qui exclut entièrement les détritits ; il est appelé indice de recyclage par prédation. Pour les deux indices, on calcule, selon la méthode de Finn, la longueur de l'itinéraire trophique direct.
12. **Indices des flux du réseau :** Le programme de description des impacts trophiques combinés a été modifié pour inclure la pêche, le cas échéant, comme « prédateur ».
13. **Indices des flux du réseau :** Un illogisme dans le traitement du détritit a été éliminé ; ceci concernait surtout les niveaux trophiques inférieurs.
14. **Indices des flux du réseau :** Au sujet des rendements des transferts trophiques, une importation vers un groupe de consommateurs n'est pas considérée comme une production primaire. Le niveau trophique de cette importation est admis comme étant la moyenne pondérée des niveaux trophiques des autres proies. Le total des coefficients de la matrice du régime alimentaire pour le groupe doit être égal à 1. En cela, nous nous écartons d'Ulanowicz pour qui toute importation est une production primaire. Pour un groupe à la fois producteur et consommateur (coraux, bénitiers), une importation est une production primaire. Pour un producteur facultatif ( $PP = 1$ ), la somme des composants du régime alimentaire doit être 0 s'il n'y a pas d'importation ( $QB = 0$ ) et 1 s'il y a importation ( $QB > 0$ ).
15. **Indices des flux du réseau :** Une bogue, maintenant supprimée, était responsable d'une incohérence dans les calculs des flux en cas d'importations. En outre, ces dernières apparaissent dans les tableaux de résultats.
16. **Indices des flux du réseau :** Une autre bogue, également supprimée, annulait tout flux à partir des niveaux trophiques supérieurs lorsqu'ils n'étaient soumis à aucune prédation ou exportation.
17. **Indices des flux du réseau :** Un nouveau programme donne la distribution relative des flux entre les différents niveaux trophiques.

18. Indices des flux du réseau : Le calcul du rendement des transferts incorpore maintenant les pêches. Les rendements sont calculés ainsi : (prédation + récolte) / transferts.

#### 4.3 Améliorations futures

L'ICLARM prévoit de mettre à jour et de distribuer ECOPATH II pendant encore plusieurs années. Pour le moment, la principale amélioration prévue est la réalisation d'une version en Turbo C++ . Cette dernière (version 3.0) permettra l'exécution de graphiques et disposera d'une nouvelle interface entre l'ordinateur et l'utilisateur, actuellement mise au point à l'ICLARM pour tous les nouveaux logiciels qu'il diffusera à l'avenir. En attendant la sortie de cette version 3.0 d'ECOPATH II, la version actuelle sera périodiquement améliorée.

#### 4.4 Copyright et responsabilité

Aucun des logiciels créés et diffusés par l'ICLARM n'est protégé contre les copies ni n'est protégé par les droits d'auteur. Vous pouvez librement copier ECOPATH II et le faire connaître autour de vous à des fins non commerciales. Toutefois, nous aimerions être informés de la diffusion que vous faites d'ECOPATH II et/ou de la façon dont vous l'avez acquis. A titre gracieux, nous pourrions alors vous enregistrer comme utilisateur d'ECOPATH II et vous tenir régulièrement informés des améliorations et des bogues identifiées. De même, nous vous invitons à nous envoyer de brèves descriptions des écosystèmes que vous aurez modélisés. Leur publication dans NAGA, la revue trimestrielle de l'ICLARM, pourra être envisagée et nous espérons une fructueuse collaboration avec vous.

Nous ne pouvons pas garantir que la présente version soit totalement dépourvue de bogues ou de sources d'erreurs de calculs. Cependant, nous avons supprimé toutes les bogues connues à ce jour. Consultez le fichier « READ.ME » (lisez-moi) pour toute mise à jour de ce manuel. En cas de difficulté, n'hésitez pas à nous écrire, au besoin par télécopie<sup>a)</sup>.

## 5. DEFINITION D'UN SYSTEME

Les écosystèmes susceptibles d'être modélisés avec ECOPATH II peuvent être pratiquement de toutes natures. C'est à vous d'en fixer les limites. Nous suggérons qu'un écosystème soit défini de telle sorte que les interactions entre les divers composants soient au total très largement supérieures aux interactions de ce système avec l'extérieur. Dans la pratique, ceci veut dire que les exportations vers l'extérieur de l'écosystème et les importations qu'il reçoit ne doivent pas dépasser la somme des transferts d'énergie ou de

---

a) ICLARM Software Project, Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes. MC P.O. Box 2631, 0718 Makati, Metro Manila, Philippines. Télécopie : (63-2) 816 31 83. E-mail : (CGNET) ICLARM.

matière entre les composants de l'écosystème. S'il le faut, un ou plusieurs groupes extérieurs à l'écosystème peuvent y être intégrés pour remplir cette condition.

Dans un écosystème, les « groupes » peuvent être constitués de plusieurs espèces, écologiquement ou taxonomiquement proches, ou d'une espèce unique ou même d'un groupe d'âges ou de tailles au sein de cette espèce. L'espèce unique a un avantage certain : la consommation de nourriture et la mortalité lui seront propres et l'on évitera d'avoir à utiliser des valeurs moyennes de ces paramètres pour plusieurs espèces. En revanche, l'avantage que présentent les moyennes pondérées effectuées sur plusieurs éléments d'un groupe, est que les résultats sont plus rigoureux, ne présentant aucun biais. Seulement, ceci n'est possible que si l'on dispose de toutes les informations suffisantes sur toutes les espèces du groupe considéré. En cas d'association de plusieurs espèces au sein d'un même groupe, les valeurs entrées pour ce groupe doivent être les moyennes pondérées des paramètres pour toutes les espèces constitutives de ce groupe. Souvent, on ne dispose pas de toutes les informations nécessaires à cette pondération, auquel cas, il faut ne regrouper que des espèces ayant des biologies similaires (même taille maximale, même croissance, même mortalité, même régime alimentaire).

En milieu tropical, les regroupements d'espèces seront pratiquement toujours obligatoires. En effet, il existe beaucoup trop d'espèces pour qu'une démarche monospécifique soit adoptée, sauf pour les quelques populations importantes. Il est toutefois difficile de prescrire des règles générales pour la constitution des groupes car cela dépend essentiellement de ce que le modèle cherche à décrire. Cependant, et d'une façon générale, nous vous suggérons d'inclure l'écosystème *entier* : détritux, phytoplancton, producteurs benthiques, zooplancton, benthos, poissons herbivores, planctonophages, prédateurs, etc. Le modèle devrait comporter au moins 10 groupes. Dans tous ces choix, le plus important sera votre opinion personnelle au sujet du fonctionnement de votre écosystème et de la façon dont vous voudrez le décrire.

Le détritux mérite qu'on lui accorde une attention particulière. Ce groupe peut être défini de différentes façons ; ainsi on pourrait y inclure les bactéries associées au détritux. Cependant, sauf s'il faut considérer explicitement la biomasse et la production de bactéries, il vaut mieux négliger ces processus bactériens. Si ce n'était pas le cas, ces flux risqueraient de couvrir totalement les autres flux du système. En outre, dans ECOPATH II, aucune respiration n'est prévue pour le détritux. C'est pourquoi, si les processus bactériens doivent être explicitement modélisés, les bactéries doivent constituer un groupe ou une « boîte » distincte.

## 6. L'EQUILIBRE ENERGETIQUE D'UN GROUPE

Dans la suite de l'exposé, on appellera « boîte » un groupe constitué pour l'emploi d'ECOPATH II et qui peut contenir, comme déjà dit, plusieurs espèces écologiquement proches, une espèce unique, ou même un groupe d'âges ou de tailles de cette espèce.

Dans un modèle, les entrées et les sorties d'énergie doivent être équilibrées pour chaque groupe car on n'étudie que des écosystèmes en état stable et équilibré.

L'équation (1) ne considère que la production d'une boîte pour laquelle la production est égale à ce qui est consommé par prédation + ce qui est perdu autrement que par prédation + ce qui est exporté. Lorsqu'on équilibre les flux d'énergie pour une boîte, tous les flux doivent être inclus, ainsi :

$$\text{Consommation} = \text{Production} + \text{Respiration} + \text{Nourriture non assimilée} \quad \dots(7)$$

A partir de cette équation, on peut estimer la respiration (Annexe 4, Algorithme 9). Si l'unité utilisée pour le modèle est un élément minéral, il n'y a pas de respiration et la proportion de nourriture non assimilée est plus élevée.

## 6.1 La consommation

### 6.1.1 *Le Producteur*

Les écologistes classent habituellement tous les organismes vivants en deux grands groupes : les « producteurs primaires » et les « consommateurs ».

On peut cependant vouloir considérer les producteurs primaires comme consommateurs d'énergie et/ou d'éléments minéraux. Dans ECOPATH II, on donnera alors une valeur de QB pour les producteurs primaires. Lorsqu'on entre le régime alimentaire, on entre alors comme proie le détritit ou les importations de matière ou d'énergie. Si cela est plus approprié, on peut considérer les sources d'énergie et d'éléments minéraux comme producteurs primaires, c'est-à-dire, des groupes pour lesquels QB est nul. D'une façon générale, nous suggérons de traiter les organismes autotrophes comme des producteurs primaires, au moins si l'unité n'est pas un élément minéral.

### 6.1.2 *L'importation*

Dans un écosystème, l'importation est la consommation de proies qui ne font pas partie de ce système. Les importations ne comprennent pas les immigrations qui sont, en revanche, incluses dans le rapport PB.

Les importations doivent être traitées comme des proies et doivent donc apparaître comme constitutives d'une partie du régime alimentaire.

Dans ECOPATH II, la différence entre la production primaire totale donnée par l'opérateur et la production primaire, le plus souvent plus faible, calculée par le programme est considérée comme une importation vers le détritit (Paragraphe 9.3.3).

## 6.2 Les mortalités

Dans les systèmes en équilibre, chaque groupe peut être représenté par un individu moyen d'un poids moyen. Ceci rend possible l'emploi d'équations usuelles établies sur les effectifs pour estimer des mortalités, même lorsqu'on travaille sur des consommations de nourriture qui sont exprimées en poids.

L'une de ces équations est :

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

où  $N_0$  est le nombre d'organismes à l'âge (ou au temps) 0,  
 $N_t$  est le nombre de survivants à l'âge (ou au temps) t, et  
 $Z$  est le coefficient instantané de mortalité totale.

Lorsque  $Z_i$ , mortalité pour le groupe (i), est identique et constant pour tous les organismes de ce groupe, on écrit, en cas de croissance obéissant au modèle de von Bertalanffy :

$$Z_i = (\text{Production/Biomasse})_i = PB_i$$

La mortalité instantannée est égale au rapport Production/Biomasse moyenne comme démontré par Allen (1971).

Le coefficient de mortalité peut être divisé en ses divers composants comme le font souvent les biologistes des pêches. Par exemple :

$$Z_i = PB_i = \text{autres mortalités} + \text{mortalité par prédation} + \text{récolte} + \text{autres exportations}$$

$$\text{ou } PB_i = M0_i + M2_i + F_i + E_i$$

où  $PB_i$  est le rapport Production/Biomasse (la production inclut l'immigration),  
 $M0_i$  est la somme de diverses mortalités telles que celles dues aux maladies,  
à la famine, etc. On considérera d'ailleurs la quantité  $(1 - M0_i)$  appelée  
rendement écotrophique,  $EE_i$ ,  
 $M2_i$  est la mortalité par prédation,  
 $F_i$  est la mortalité par pêche, et  
 $E_i$  est un coefficient représentant les autres exportations : émigrations,  
prédation par des prédateurs qui ne font pas partie de l'écosystème. Le  
total des exportations est donc  $EX_i = F_i + E_i$ .

Les coefficients de mortalité sont estimés à partir des relations suivantes :

$$Z_i = PB_i$$

$$M0_i = (1 - EE_i) * PB_i$$

$$M2_i = (\sum_j B_j QB_j DC_{ji}) / B_i$$

$$F_i = C_i / B_i$$

$$E_i = (EX_i - C_i) / B_i$$

où  $QB_j$  est le rapport Consommation/Biomasse du prédateur (j),  
 $DC_{ji}$  est la proportion de la proie (i) dans le régime alimentaire du  
prédateur (j),  
 $B_i$  est la biomasse moyenne du groupe (i), et  
 $C_i$  est la capture effectuée sur ce même groupe.

Si un quelconque élément de l'écosystème fait l'objet d'une récolte, ECOPATH II peut fournir un tableau donnant les différentes mortalités.

### 6.2.1 *L'immigration*

La production d'un système, telle qu'elle est définie ici, comprend non seulement ce qui est dû à la croissance et au recrutement mais aussi la biomasse ajoutée par l'immigration en provenance de l'extérieur, quelque soit le groupe considéré.

### 6.2.2 *L'exportation*

Le mot « exportation » désigne ce qui est capturé et ce qui disparaît par émigration ; les captures, d'une part, et les exportations totales, d'autre part, sont entrées séparément le moment venu.

#### 6.2.2.1 **Les captures**

Dans un écosystème soumis à la pêche, les captures sont tout ce qui est retiré par unité de temps (en général l'année) pour chaque groupe étudié. De même, en aquaculture, les « captures » sont les récoltes effectuées sur toute la période du cycle d'élevage.

Les captures des pêches sont le plus souvent évaluées d'après les statistiques officielles de débarquement établies sur une base régionale plutôt que pour un écosystème. Ce facteur sera important à considérer car on sera amené à définir l'écosystème à modéliser soit sur une base géo-politique soit sur des bases écologiques (Christensen et Pauly, 1991). Il faut évaluer soigneusement la disponibilité des données nécessaires avant de prendre une telle décision.

#### 6.2.2.2 **L'émigration**

L'émigration est rarement considérée et encore plus rarement quantifiée par les biologistes halieutiques. Elle est traitée ici comme une partie des exportations. Si l'on ne tient pas compte de l'émigration lorsqu'elle existe, les conséquences en seront que : a) si la production primaire a été entrée, une proportion trop élevée de celle-ci sera dirigée vers le détritus ; et que b) si l'on calcule la production à l'aide d'ECOPATH II, le résultat obtenu sera sous-estimé.

### 6.2.3 *La mortalité par prédation*

La mortalité par prédation du groupe (i) est la somme de ce qui est consommé de ce groupe par tous ses prédateurs, divisée par la biomasse de ce même groupe (i). La mortalité par prédation est calculée par le programme et ne fait donc pas partie des données demandées. Elle correspond au terme « M2 » de certains autres modèles, notamment ceux du Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM).

#### 6.2.4 Les autres mortalités

- Les autres mortalités sont mesurées à partir de la différence entre la production totale et la somme de ce qui est exporté et de ce qui est consommé par prédation. C'est le terme « M0 » de certains modèles. Certains de ces modèles encore, emploient également le terme « M1 » pour désigner la mortalité causée par des prédateurs qui ne font pas partie de l'écosystème étudié. Dans ECOPATH II, ce type de mortalité est inclus dans l'émigration (la proie quitte l'écosystème et peut alors se faire dévorer). Ce n'est normalement pas un problème avec ECOPATH II où l'on a vocation à intégrer tous les groupes qui vivent dans l'écosystème et non pas seulement une partie d'entre eux.

Les autres mortalités sont en fait, dans ECOPATH II, celles dues aux maladies, à la famine, etc., où les animaux et les plantes finissent sous forme de détrit. Cette mortalité est représentée, dans ECOPATH II, par 1-EE. Ainsi, EE, rendement écotrophique, est la proportion de la production qui est soit exportée soit consommée par tous les prédateurs du système.

### 6.3 La respiration

Pour ECOPATH II, la « respiration » inclut tout ce qui, selon l'unité de mesure employée dans le modèle, quitte un organisme vivant ou un groupe, et qui n'est pas utilisable par d'autres. Par exemple, si l'unité employée dans le modèle est l'énergie ou le carbone, tout ce qui est consommé finit sous forme de respiration. En revanche, si l'unité est du phosphore ou de l'azote, tout ce qui quitte un organisme ou un groupe peut être utilisé par d'autres, et la respiration (au sens d'ECOPATH II) est donc nulle.

Dans le programme, la respiration est calculée comme la différence entre la production totale et la part assimilée de la consommation prélevée sur celle-ci. Chez des organismes à la fois producteurs et consommateurs, seule la production considérée comme « primaire » est alors prise en compte. Par souci de cohérence, on admet, dans ECOPATH II, que le détrit ne respire pas, même s'il doit le faire lorsqu'il comporte des bactéries. C'est pourquoi, comme dit plus haut, les bactéries doivent constituer un groupe à part.

La respiration de tout groupe (i) est exprimée par :

$$RESP_i = (1 - GS_i) * Q_i - (1 - PP_i) * P_i$$

- où
- RESP<sub>i</sub> est la respiration du groupe (i),
  - GS<sub>i</sub> est, dans la consommation de (i), ce qui n'est pas assimilé,
  - Q<sub>i</sub> est la totalité consommée par (i),
  - PP<sub>i</sub> est la proportion de la production de (i) qui peut être admise comme primaire. Si l'unité est un élément nutritif, PP<sub>i</sub> est toujours nul, quelque soit le groupe considéré, même s'il est autotrophe, et
  - P<sub>i</sub> est la production totale du groupe (i).

La respiration n'est jamais une donnée requise et entrée par le modélisateur. Elle est calculée par le programme pour chaque groupe ou « boîte », et permet de vérifier si l'équilibre calculé des échanges a un sens du point de vue physiologique et thermodynamique.

## 7. L'EXPRESSION DES DIFFERENTS PARAMETRES

ECOPATH II demande peu de données si on le compare aux modèles de simulation. En outre, ECOPATH II fournit un résumé des informations disponibles et des flux trophiques dans un écosystème et, ceci est important, ECOPATH II aide à mettre en évidence les lacunes que nous avons au sujet de l'écosystème concerné. En somme, ces avantages constituent un bon point de départ dans la modélisation des écosystèmes. Le manque de données disponibles rendant difficile la modélisation quantitative, nous sommes disposés à fournir aux utilisateurs qui en font la demande, les informations dont nous disposons<sup>a)</sup> et qui pourraient leur être utile.

### 7.1 La consommation

La consommation est la quantité de nourriture ingérée par unité de temps (ici l'année). On utilise QB, c'est-à-dire, le rapport quantité de nourriture consommée/biomasse. Ainsi, l'unité de QB est l'an<sup>-1</sup>. ECOPATH II calcule la quantité totale consommée Q ; l'unité est celle du modèle, par exemple tonnes km<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

Il existe plusieurs méthodes pour connaître QB : certaines peuvent être considérées comme « analytiques », d'autres comme « globales ».

- (i) les méthodes analytiques nécessitent des évaluations de la quantité de nourriture absorbée quotidiennement par des poissons de tranches d'âges et/ou de tailles limitées que l'on extrapole ensuite à l'ensemble de la population dont on connaît la démographie.

Les estimations de la ration journalière peuvent être obtenues par des expériences en laboratoire ou des études de terrain portant sur la dynamique du transit stomacal (Jarre et coll., 1991b) ou les deux combinés (Pauly, 1986).

- (ii) Les méthodes globales sont des régressions empiriques pour le calcul de QB à partir de paramètres et de caractéristiques des poissons faciles à mesurer ou à chiffrer. Un modèle de ce type est celui de Palomares et Pauly (1989), établi à partir de 33 estimations analytiques de QB sur des poissons marins, que nous suggérons d'utiliser :

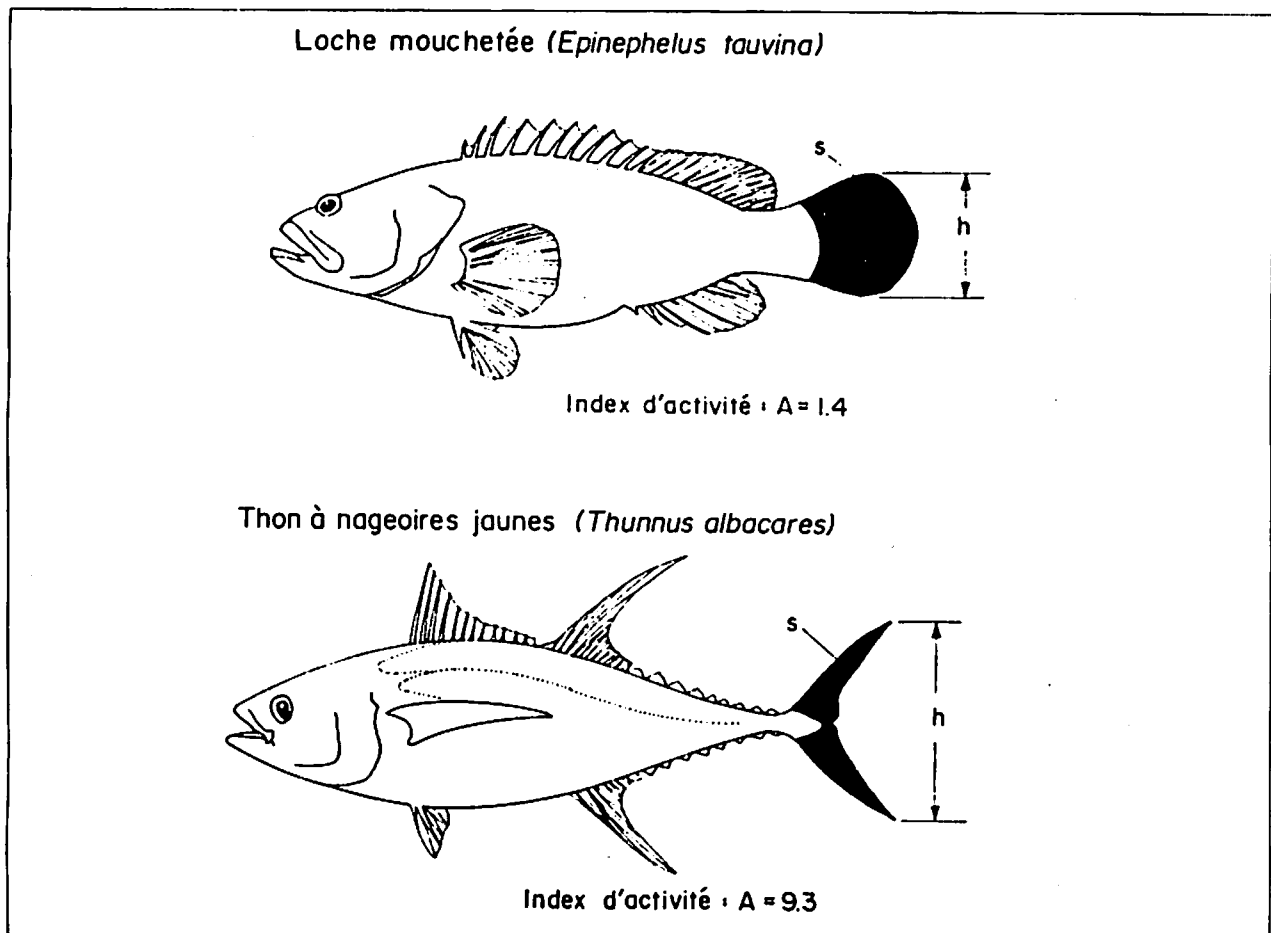
---

a) Le recueil « Handbook of Environmental Parameters and Ecotoxicology » de S.E. Jørgensen (Ed) est une excellente source de valeurs chiffrées (environ 60 000) des paramètres écologiques. Cet ouvrage est disponible auprès de la Société internationale de modélisation écologique, ISEM, à l'adresse suivante : ISEM c/o Prof. S.E. Jørgensen, Langser Vaenge 9, DK 3500 Vaerloese, Danemark. La première édition est de 1979. Une seconde, augmentée, est sur le point d'être publiée. Des informations peuvent être obtenues auprès de l'ISEM.



$$QB = 3.06 \cdot W_{\infty}^{-0.2018} \cdot T_c^{0.6121} \cdot A_r^{0.5156} \cdot 3.53H_d$$

- où
- QB est le rapport annuel Consommation/Biomasse (en  $\text{an}^{-1}$ , non en  $\% \text{ jour}^{-1}$  comme dans Palomares et Pauly, 1989)
  - $T_c$  est la température annuelle moyenne du milieu aquatique (en  $^{\circ}\text{C}$ )
  - $W_{\infty}$  est le poids asymptotique (en g de poids frais)
  - $A_r$  est un indice de forme de la nageoire caudale rendant compte de l'activité du poisson (Document 7.1), et
  - $H_d$  est le type de nourriture (0 pour les carnivores, 1 pour les herbivores et les détritivores)



Document 7.1. Différence de morphologie entre un poisson à nage lente (*Epinephelus tauvina*) et un autre à nage rapide (*Thunnus albacares*) mise en évidence grâce à un indice d'activité ( $A$ ) =  $h^2/s$ , où  $h$  est la hauteur de la nageoire caudale et où  $s$  (en noir) est la surface ; adapté de Pauly (1989) et d'après Aleev (1969).

Sachant que certains poissons n'utilisent pas leur nageoire caudale comme outil principal de propulsion, Pauly et coll., (1990) proposent le modèle suivant, établi à partir de 73 populations :

$$QB = 10^{6.37} \cdot 0.0313T_k \cdot W_{\infty}^{-0.168} \cdot 1.38P_f \cdot 1.89H_d$$

- où  $T_k$  est la température ( $1000/(T^{\circ}\text{C} + 273.1)$ ) moyenne annuelle de l'habitat, suggérée par Régier et Coll., 1990),  
 $P_f$  est de 1 pour les prédateurs du sommet de la chaîne trophique ou pour les prédateurs pélagiques, et/ou encore les zooplanctonophages, et 0 pour les autres consommateurs, et  
 $Q_B$ ,  $W_{\infty}$  et  $H_d$  ont déjà été définis plus haut.

## 7.2 La production

On appelle production, l'élaboration de tissu (même celui qui meurt entre temps) au cours d'une durée déterminée, quelque soit l'unité employée. La mortalité totale, lorsqu'elle est constante et définie comme au paragraphe 6.2, est égale au rapport Production/Biomasse. C'est pourquoi il est possible d'entrer, sans danger, des estimations de  $Z$  comme valeur du rapport PB dans les modèles d'ECOPATH II.

Chez les poissons,  $Z$  peut être évalué à l'aide des courbes linéaires de captures obtenues elles-mêmes à partir des captures des pêcheurs. On peut utiliser des logiciels comme ELEFAN (Gayanilo et coll., 1989 ; Pauly, 1990 ; et Pauly et Sparre, 1991 ; voir Fishbyte 9(1):47-49) ou bientôt FiSAT, mis au point conjointement par l'ICLARM et la FAO.

Le rapport PB est la somme de la mortalité naturelle  $M$  ( $M = M_0 + M_2$ ) et de la mortalité par pêche  $F$ .  $Z$  est donc égal à  $M + F$ . En l'absence de toute exploitation, on peut estimer la mortalité des poissons à l'aide de la relation prédictive où  $M$  est fonction des paramètres de l'équation de croissance de von Bertalanffy (VBGF) :

$$M = K^{0.65} * L_{\infty}^{-0.279} * T^{0.463}$$

- où  $M$  est la mortalité naturelle annuelle ( $\text{an}^{-1}$ ),  
 $K$  est le paramètre donnant la courbure et la forme de la courbe de croissance de von Bertalanffy (unité :  $\text{an}^{-1}$ ),  
 $L_{\infty}$  est la longueur totale asymptotique (longueur totale en cm), et  
 $T$  est la température moyenne en  $^{\circ}\text{C}$ .

Dans un peuplement en équilibre, la mortalité par pêche peut être estimée directement à partir des captures, sachant que :

$$F = Y / B$$

- où  $F$  est la mortalité annuelle par pêche ( $\text{an}^{-1}$ ),  
 $Y$  est la production exploitée ( $\text{tonnes km}^{-2} \text{an}^{-1}$  par exemple), et  
 $B$  est la biomasse moyenne présente ( $\text{tonnes km}^{-2}$ ).

## 7.3 La prédation

Un poisson ne vit pas seul. Dans un modèle trophique organisé comme l'est ECOPATH II, c'est par la prédation que l'on décrit les relations entre les groupes. Ainsi, ce qui est consommé par un prédateur entraîne la mortalité chez sa ou ses proies. La connaissance de la prédation est donc indispensable à la compréhension du fonctionnement du système. Malheureusement, les informations sur les régimes

alimentaires sont éparses car les études de dynamique ont souvent considéré les populations de poissons isolément les unes des autres. En outre, les informations disponibles sont souvent énoncées en termes de « pourcentage d'occurrence » (quelle proportion des poissons étudiés ont, dans leur estomac, la proie  $x$  ?) ou de dominance. Pour ECOPATH II, ce type d'information, pratiquement inutile, doit être remplacé par des évaluations de l'importance relative des différentes proies, en poids ou en volume, dans l'ensemble du bol alimentaire. Ceci s'applique également à d'autres modèles plurispécifiques.

Au sujet des cycles d'ordre 0 (le cannibalisme), il faut être sûr que les proies appartiennent bien au groupe considéré et qu'elles ne sont pas, par exemple, des larves ou des juvéniles dont il faudrait alors faire un groupe distinct en tenant compte de sa dynamique (en effet, PB est alors plus élevé).

#### **7.4 La nourriture non assimilée**

La proportion de la nourriture consommée et non assimilée sera demandée si une unité d'énergie est utilisée. Nous suggérons, tout comme Winberg (1956), que, faute d'information plus précise, cette proportion soit admise égale à 20 % pour des poissons carnivores. On admet ainsi que 80 % de la nourriture ingérée est physiologiquement utile. Le reste rejoint le détritus. Chez les herbivores, la proportion de nourriture non assimilée peut être beaucoup plus élevée, et l'utilisateur est invité à entrer des valeurs appropriées.

Si l'unité employée dans le modèle est un élément minéral, le programme calcule lui-même la proportion de nourriture ingérée et non assimilée comme étant la quantité  $(1 - \text{Production/Consommation})$ . Cette dernière n'est donc pas demandée à l'utilisateur lors de l'entrée des données.

#### **7.5 Les autres mortalités**

Les organismes victimes des « autres mortalités » finissent sous forme de détritus. L'existence de ces « autres mortalités » (responsables de la différence entre production et la somme des exportations et de la prédation) est exprimée par la quantité  $(1 - \text{autres mortalités})$  appelée rendement écotrophique, EE. Il s'agit de la proportion de la production qui est soit exportée soit consommée par prédation (Paragraphe 6.2.4).

Il est très difficile d'évaluer EE de façon indépendante et nous savons que les valeurs de ce paramètre sont rares dans la littérature. Intuitivement toutefois, EE peut être considéré très proche de 1 pour pratiquement tous les groupes. En effet, les maladies et/ou la famine sont, semble-t-il, rarement des causes directes de mortalité. Pour certains groupes, cependant, EE peut être beaucoup plus faible. Ainsi, on a souvent observé des mortalités massives de phytoplancton à la suite de « blooms » (EE est alors de 0.5 ou même moins). Par ailleurs, le goémon et les phanérogames marins sont rarement consommés vivants. EE est alors bas, par exemple 0.1. Enfin, des prédateurs du sommet des pyramides trophiques, peu pêchés, ont aussi un faible

rendement écotrophique : on a observé, en plein océan, des thons mourant et coulant vers le fond.

Des valeurs de EE de 0.95, suggérées par Ricker (1968), ont été adoptées pour de nombreux groupes dans le modèle de Polovina (1984a) et dans des modèles ultérieurs.

## 8. L'INSTALLATION ET LA MISE EN MARCHÉ D'ECOPATH II

ECOPATH II a été écrit en BASIC Microsoft 7.0, version professionnelle ; il est disponible avec le présent manuel dans une version prête à l'emploi et ne nécessitant aucun logiciel commercial. Il peut fonctionner sur tous les micro-ordinateurs personnels compatibles IBM ainsi que sur Apple MacIntosh si les ordinateurs sont munis du logiciel de conversion SoftPC IBM - MAC<sup>a)</sup>.

Ce manuel concerne la version 2.1 d'ECOPATH II qui comporte les fichiers suivants :

ECOPATH2.EXE	:	Ecran avec informations générales
ECOMENU.EXE	:	Menu principal
ECOEDIT.EXE	:	Saisie et/ou correction et modifications des données
ECOPRINT.EXE	:	Impression des données saisies
ECOPAR.EXE	:	Calcul des paramètres
ECOCYCLE.EXE	:	Description des cycles et itinéraires trophiques
ECONET.EXE	:	Calcul des flux et des indices des réseaux
ECOAGG.EXE	:	Agrégation des groupes
ECOCOMMA.EXE	:	Exportation des fichiers sous d'autres formats
ECOSCOR.EXE	:	Conversion des fichiers ECOPATH en fichiers SCOR
BRT70ENR.EXE	:	Fichier système
READ.ME	:	« Lisez-moi », informations récemment mises à jour
Fichiers *.EII	:	Exemples d'applications

Le fichier BRT70ENR.EXE doit être dans le même répertoire que les fichiers .EXE. Ce fichier est distribué avec la permission de Microsoft Inc.

### 8.1 L'installation

ECOPATH II ne peut pas fonctionner à partir de la disquette de 5 pouces 1/4 qui vous est fournie car nous avons compressé le logiciel pour le faire tenir sur une seule disquette.

Le programme INSTALL permet de décompresser les fichiers et de les transférer sur deux disquettes de 360 K. Il est alors nécessaire de copier quelques uns des fichiers .EXE à partir de la disquette-mère fournie, sans le fichier

---

a) SoftPC est disponible pour divers modèles de MacIntosh auprès de Insigna Solutions Inc., 254 San Geronimo Way, Sunnyvale, CA 94806, USA.

BRT70ENR.EXE (n°2), sur une troisième disquette. Ensuite, on copie BRT70ENR.EXE de la disquette n°1 sur la disquette n°2 et de là, sur la disquette n°3.

Vous devrez aussi avoir accès à vos propres fichiers. Si vous disposez de deux lecteurs, laissez votre disquette de travail dans l'un deux, et sauvegardez ou appelez vos fichiers toujours en précisant l'unité dans laquelle se trouve cette disquette.

Si ECOPATH II vous a été fourni sur une disquette de 3.5 pouces et 720 K, vous pourrez directement l'utiliser sans installation préalable. Transformez seulement le répertoire (CD) en A:\ECOPATH, (ou B:\ECOPATH si vous utilisez l'unité B), et entrez < ECOPATH2 > .

Si vous avez un disque dur, il est préférable d'y installer ECOPATH II en procédant comme suit :

Insérez la disquette souple n°1 dans une des unités puis tapez :

INSTALL < RETOUR >

Répondez aux questions et tous les fichiers contenus sur la disquette seront alors copiés dans un répertoire nommé ECOPATH dans l'unité (C, D,...) que vous aurez choisie. Si le répertoire ECOPATH n'existait pas auparavant, il aura été créé pour la circonstance ; dans le cas contraire, les nouveaux fichiers d'ECOPATH remplaceront automatiquement ceux que vous aviez déjà.

## 8.2 La mise en marche d'ECOPATH II

Lorsqu'il a été installé (par exemple sur le disque dur, unité C), le logiciel est prêt à fonctionner ; tapez alors :

C: < RETOUR >

CD C:\ECOPATH < RETOUR >

tapez ensuite :

ECOPATH2 < RETOUR >

Des informations apparaîtront sur votre écran ; ensuite suivra le menu principal (Document 8.1). Dans ce manuel, une série de documents représentent l'écran de l'ordinateur tel qu'il se présente au cours du travail. Les données apparaissant sur ces écrans proviennent d'un modèle concernant les eaux libres de la mer de Chine méridionale (Pauly et Christensen, 1991).

Si vous utilisez ECOPATH à partir d'une unité recevant une disquette souple, insérez la disquette n°1 puis tapez :

< ECOPATH2 >

En cas de difficultés lors de l'emploi d'ECOPATH II à partir d'une unité autre que le disque dur, n'hésitez pas à consulter dans votre entourage un utilisateur expérimenté du système PC ou à nous écrire. Décrivez alors avec précision le système que vous utilisez, la démarche adoptée et le problème rencontré.

## Document 8.1

Version 2.1	E C O P A T H II	November 1991
 <b>M A I N M E N U</b>  		
<ul style="list-style-type: none"> <li>&lt;E&gt; Edit data</li> <li>&lt;H&gt; Hard copy (printout)</li> <li>&lt;P&gt; Parameter estimation</li> <li>&lt;C&gt; Cycles and pathways</li> <li>&lt;N&gt; Network flow indices</li> <li>&lt;A&gt; Aggregation</li> <li>&lt;X&gt; Export file</li> <li>&lt;S&gt; SCOR/ECOPATH bridge</li> <li>&lt;Q&gt; Q U I T</li> </ul>		
Select Option:		
<hr/>		
ICLARM Software Project, MC P.O. Box 1501, Makati, Manila, Philippines.		

<b>MENU PRINCIPAL</b>	
<E>	Entrée et/ou correction des données
<H>	Impression des fichiers
<P>	Calcul des paramètres
<C>	Cycles et itinéraires trophiques
<N>	Indices liés aux flux et aux réseaux
<A>	Agrégations
<X>	Exportation des fichiers
<S>	Pont entre ECOPATH et SCOR
<Q>	Quitter ECOPATH II
Choisissez une option :	

Après avoir tapé <E>, il vous est demandé :

Voulez-vous créer un nouveau fichier Y <oui> N <non> ?

Si la réponse est « Y », l'écran suivant vous est présenté :

<b>ECOPATH II : Entrée des commentaires concernant le fichier</b>	
Note: Vous pouvez entrer une ligne de commentaires concernant le fichier que vous allez créer. Cela peut ensuite vous aider à vérifier l'identité de votre fichier.	
S.V.P. Entrez votre commentaire	[F3] Quitter [F9] Accepter et continuer

Le menu principal vous propose huit options qui sont autant de programmes décrits ci-après (Chapitres 9 à 17). Notez que les touches suivantes sont, dans la plupart des cas, utilisées comme suit (rappelé à l'écran) :

<F1> : Appel de l'écran d'aide. Cet écran peut être appelé toutes les fois que la possibilité en est offerte dans le cadre en bas à droite de l'écran.

- < F3 > : Abandon du programme en cours.
- < F6 > : Liste des fichiers disponibles.
- < F7 > : Annulation ou remplacement des valeurs existantes, quelquefois (rarement) retour à l'écran précédent.
- < F8 > : Passage à l'écran suivant.
- < F9 > : Poursuite du programme avec les valeurs des paramètres entrées ou admises par défaut.
- < ENTREE > ou < RETOUR > : idem

En général, on ne peut pas revenir en arrière dans le déroulement d'un programme. En cas de nécessité, il faut quitter le programme sur lequel vous vous trouvez après avoir, éventuellement, sauvegardé vos données. ECOPATH II vous ramène alors au menu principal.

Pour la plupart des écrans où des valeurs devront être spécifiées, des compléments d'information vous seront proposés dans le cadre en bas à gauche de l'écran.

## 9. L'ENTREE DES DONNEES : ECOEDIT

Vous accéderez à ce programme en tapant < E > sur le menu principal pour « Entrée des données ». Vous pourrez considérer jusqu'à 50 groupes. Il est conseillé de commencer avec peu de groupes, de sauvegarder et d'améliorer le fichier à l'aide du même programme ECOEDIT.EXE qui permet aussi les corrections (Paragraphe 10).

Attention, outre le nom du groupe, vous devrez entrer au moins deux des paramètres essentiels que sont B, PB, QB et EE avant de chercher à sauvegarder. Les groupes ne comportant pas suffisamment d'informations seront automatiquement supprimés avant la sauvegarde.

Le premier écran vous propose la création d'un nouveau fichier ; choisissez « YES » ou « NO », selon le cas.

### 9.1 Commentaires concernant le fichier

Tout d'abord, vous pouvez entrer une ligne de commentaires sur le fichier que vous allez créer. Ces commentaires apparaîtront lorsque vous corrigerez votre fichier, et seront imprimés seuls ou avec les résultats obtenus à l'aide des autres programmes d'ECOPATH II.

### 9.2 Les unités de mesure

Les unités des paramètres du modèle devront être choisies et entrées à partir des propositions faites sur deux écrans successifs : l'un pour les unités d'énergie ou d'éléments nutritifs, l'autre pour l'unité de temps.

#### 9.2.1 Les unités d'énergie

Six options sont possibles : joules, calories, carbone, poids sec, poids frais, et « autres » (Document 9.1). La dernière option vous donne la possibilité

## Document 9.1

Edit Entry Routine for Currency	
Currency unit used is : (t/km <sup>2</sup> )	
<b>Energy related units</b> <1> Joules : J/m <sup>2</sup> <2> Calorie : kcal/m <sup>2</sup> <3> Carbon : g/m <sup>2</sup> <4> Dry weight : g/m <sup>2</sup> <5> Wet weight : t/km <sup>2</sup> <6> Other units :	<b>Nutrient related units</b> <7> Nitrogen : mg N/m <sup>2</sup> <8> Phosphorous : mg P/m <sup>2</sup> <9> Other units :
Select currency :	
Please enter model currency Note: 1 g/m <sup>2</sup> = 1 t/km <sup>2</sup> = 10 kg/ha	[F3]- quit [F9]- accept default & proceed

Choix et entrée des unités du modèle	
Unité utilisée : (t/km <sup>2</sup> )	
<b>Unités liées à l'énergie</b> <1> Joules : J/m <sup>2</sup> <2> Calories : kcal/m <sup>2</sup> <3> Carbone : g/m <sup>2</sup> <4> Poids sec : g/m <sup>2</sup> <5> Poids frais : t/km <sup>2</sup> <6> Autre unité : au choix	<b>Unités liées aux éléments minéraux</b> <7> Azote : mg N/m <sup>2</sup> <8> Phosphore : mg P/m <sup>2</sup> <9> Autre unité : au choix
Choisissez une option :	
Vous devez entrer l'unité du modèle Remarque : 1 g/m <sup>2</sup> = 1 t/km <sup>2</sup> = 10 kg/ha	[F3] Quitter [F9] Ne rien changer et continuer

Si vous choisissez <6> Autre unité, le message suivant apparaît :

« Tapez votre unité liée à l'énergie. »

Si vous choisissez <9> Autre unité, le message suivant apparaît :

« Tapez votre unité liée aux éléments minéraux. »

Ensuite, apparaît le message :

Choisissez une option ci-contre	[F3] Quitter [F7] Changer l'unité choisie [F9] Ne rien changer et continuer
---------------------------------	---

d'entrer l'unité de votre choix. Si vous choisissez une unité énergétique, la respiration sera calculée pour tous les groupes, sauf le détritux.

### 9.2.2 Les unités liées aux éléments minéraux

Les choix possibles sont l'azote, le phosphore et « autres unités » comme ci-dessus. La respiration est alors admise comme nulle pour tous les groupes car



les éléments minéraux sont considérés comme totalement recyclés. Ceci n'est pas totalement exact, notamment en raison des échanges entre l'azote et l'atmosphère, mais il n'en sera pas tenu compte car cela est sans importance pour un modèle comme ECOPATH II.

### 9.2.3 Les unités de temps

Les choix possibles sont le jour, l'année et « autres unités » pour vous laisser une possibilité de choix personnalisé (Document 9.2).

#### Document 9.2

<b>Time Unit Entry Routine for ECOPATH II</b>	
The time unit for this model is : year	
Time units	
<1> for day <2> for year <3> for others	
Select time unit :	
Please choose the time unit for the currency you have entered.	[F3]- quit [F9]- accept default & proceed

<b>Choix et entrée de l'unité de temps</b>	
L'unité pour ce modèle est : l'année	
Unités proposées	
<1> Jour <2> Année <3> Autre unité	
Choisissez une option :	
Choisissez l'unité de temps correspondant à votre modèle	[F3] Quitter [F9] Accepter et continuer
<i>Le message suivant apparaît :</i>	
Choisissez une option ci-contre	[F3] Quitter [F7] Changer l'unité de temps choisie [F9] Ne rien changer et continuer

### 9.3 Le détritit et la production primaire totale

Les informations les concernant sont entrées sur l'écran suivant (Document 9.3). Comme déjà dit, un détritit est toujours prévu dans ECOPATH II, même si sa biomasse n'est pas entrée. Si cette biomasse est donnée (Document 9.2), les indices de sélection pourront être calculés et communiqués avec l'ensemble des résultats

d'ECOPATH II lors de l'estimation des paramètres (Paragraphe 12.8). Si la biomasse du détritus est inconnue, et donc non donnée, et si le système comporte des détritivores, les indices de sélection ne sont pas calculés. Ceci n'a, toutefois, aucune incidence sur les autres analyses.

### 9.3.1 *La biomasse du détritus*

Une estimation approximative de la biomasse du détritus peut être obtenue grâce à la relation empirique suivante (Pauly et coll., 1992) :

$$\log_{10}D = 0.954 \log_{10}PP + 0.863 \log_{10}E - 2.41$$

où D est la biomasse du détritus en  $\text{gC m}^{-2}$   
 PP est la production primaire en  $\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ , et  
 E est la profondeur euphotique (au-delà de laquelle il n'y a plus de production primaire) en m.

Pour une évaluation approchée de ce type, on peut admettre que 10 g de poids frais correspondent à 1 g de carbone.

La relation proposée ci-dessus a été établie à partir de 14 observations et n'explique que 52 % de leur variance. Elle est, néanmoins, utile pour la modélisation d'écosystèmes dont on sait peu de choses et pour lesquels les indices de sélection sont intéressants à connaître.

### 9.3.2 *L'exportation et l'importation de détritus*

Les importations et exportations de détritus doivent être entrées sous une forme ramenée à l'unité de temps (par exemple  $\text{tonnes km}^{-2} \text{an}^{-1}$ ). Si elles sont inconnues et si vous pensez qu'elles sont peu importantes, vous pouvez les considérer nulles, au moins dans un premier temps.

### 9.3.3 *La production primaire totale*

Sur un nouvel écran (Document 9.3) vous pouvez, de façon facultative, entrer la production primaire (par exemple en  $\text{tonnes km}^{-2} \text{an}^{-1}$ ) si vous en avez une estimation établie par la méthode du C14. Ce type d'information est disponible pour de très nombreux milieux. Il existe même des cartes globales de production primaire comme celles de la FAO (1981).

Dans le programme, la somme de la production de tous les groupes identifiés comme producteurs primaires sera calculée et la différence, si elle est positive, entre ce résultat et la valeur de la production primaire donnée au départ, sera traitée comme une importation vers le détritus. Si cette différence est négative, seule la production primaire calculée par le programme sera retenue et un message vous en avertira. Pour des organismes à la fois producteurs et consommateurs, seule la production d'origine autotrophe est incluse.

## Document 9.3

Edit Screen for Detritus & Primary Production	
Enter the primary production (in t/km <sup>2</sup> /year)	
BIOMASS =	1.000
IMPORT =	0.000
(TOTPP) =	
A detritus box is included in all cases. If detritivores are included the biomass should be entered or the selection indices will be suppressed. If detritivores are not included, the input on this screen can be skipped.	
(If unknown enter a negative number or press ENTER)	

Entrée des données sur la production primaire et le détritus	
Entrez la production primaire (en t/km <sup>2</sup> /an)	
Biomasse du détritus =	
Importation vers le détritus =	
Production primaire totale =	
Le détritus est inclus par le programme dans tous les cas. S'il existe des détritivores, la biomasse doit être entrée sinon les indices de sélectivité ne seront pas calculés. S'il n'y a aucun détritivore, cette biomasse n'est pas requise. Vous pouvez passer à l'écran suivant.	
Tapez une valeur négative si vous ignorez la réponse ou appuyez sur <ENTREE>	
Le message suivant apparaît :	
Choisissez une option ci-contre	[F3] Quitter [F7] Changer l'unité de temps choisie [F9] Ne rien changer et continuer

#### 9.4 L'entrée des valeurs des paramètres de base

L'entrée des données se déroule sur plusieurs écrans successifs. Les données demandées sont décrites ci-après. En cas d'inconnue, on laisse un blanc ou on entre une valeur négative. Pour certains paramètres absolument nécessaires, des valeurs par défaut sont proposées. Elles seront effectivement utilisées si vous ne les avez pas remplacées.

Il est impératif d'appuyer sur la touche <ENTREE> pour signifier qu'il y a eu effectivement entrée d'une donnée. On ne peut pas utiliser les touches fléchées pour sortir, comme dans les tableurs.

#### 9.4.1 *Dénomination des espèces ou des groupes*

Sur cet écran (Document 9.4), vous disposerez de 15 caractères alphanumériques pour nommer chaque groupe. Le nom choisi doit être réellement descriptif du groupe. Si vous omettez de donner un nom au groupe, toutes les valeurs entrées ultérieurement sur cette ligne seront éliminées lors de la sauvegarde.

Il ne faut en aucun cas entrer le détritit car ce groupe est inclus par défaut et il apparaîtra toujours comme dernier groupe sur les écrans et dans les programmes ultérieurs. N'utilisez pas non plus de nom de groupe commençant par « Déritu... », pour éviter toute confusion possible.

#### 9.4.2 *Producteur, consommateur, ou les deux à la fois ?*

Un groupe peut être, simultanément, producteur et consommateur comme les coraux qui abritent des algues symbiotiques. La consommation de nourriture (nulle ou non) n'est donc pas, contrairement aux versions précédentes d'ECOPATH II, un paramètre suffisant pour classer un groupe dans les producteurs ou les consommateurs. Une variable notée « PP? » (Document 9.4) a donc été introduite où l'entrée d'une valeur nulle signifiera que le groupe est un consommateur strict ; 1 voudra dire que le groupe ne fonctionne que comme producteur primaire ; et une valeur intermédiaire s'appliquera à un groupe qui est à la fois producteur et consommateur. Cette dernière valeur exprimera la proportion de la production due à ce groupe et qui est une production primaire au sens strict.

#### 9.4.3 *Les exportations comprennent les captures*

Les exportations doivent être entrées dans cette colonne selon les unités choisies sur les écrans précédents (tonnes  $\text{km}^{-2} \text{an}^{-1}$  par exemple). Les exportations doivent toujours être entrées. Des valeurs nulles sont admises par défaut si l'utilisateur n'en donne pas d'autres. Toutes les captures et récoltes doivent être entrées dans les exportations. L'émigration peut également en faire partie (Discussion au paragraphe 6.2.2).

#### 9.4.4 *La biomasse totale*

Il est admis que la biomasse d'un groupe reste constante pendant toute la durée supposée de validité du modèle réalisé. On entre donc une valeur moyenne représentative de la biomasse de chaque groupe pendant la période considérée (même si, en fait, la biomasse subit des variations pendant cet intervalle). L'unité sera celle du modèle (tonnes  $\text{km}^{-2}$  par exemple). L'entrée des biomasses est facultative. Toutefois, s'il n'y a aucune exportation de la part d'aucun groupe dans l'écosystème étudié, et si toutes les biomasses sont inconnues, il faudra en entrer une (hypothétique pour commencer), de préférence celle d'un prédateur du sommet de la chaîne trophique.

## Document 9.4

Edit Data Routine of ECOPATH II							page 1
Group name	PP	Export	Biomass	PB	QB	EE	GE.
1. Apex predators	0.00	0.050	0.050	1.200	15.000		
2. Epipelagic nekt	0.00	0.000	0.500	2.000	9.300		
3. Mesopelagics	0.00	0.000	2.600	0.600	2.900		
4. Bathypelagics	0.00	0.000	0.020	0.100	0.400		
5. Benthic fish	0.00	0.000	1.500	0.075	0.300		
6. Benthos	0.00	0.000	5.000	0.100	0.400		
7. Zooplankt. large	0.00	0.000	10.000	0.500	2.500		
8. Phytoplankton	1.00	0.000	1.000	400.000	0.000		
9. MicroZooplankt.	0.00	0.000	2.500	20.000	96.000		
10.	0.00	0.000					

Please enter group name	[F3]-quit      [F7]-prev. page [F8]-next page    [F9]-done [F2]-↑    [F4]-↓    [F5]-←    [F6]-
-------------------------	--

ECOPATH II : Entrée des données							
Groupe	PP	Export.	Biomasse	PB	QB	EE	GE
1. Prédateurs du sommet							
2. Nekton épipélagiques							
3. Mésopélagiques							
4. Bathypélagiques							
5. Poissons benthiques							
6. Benthos							
7. Zooplancton							
8. Phytoplankton							
9. Microzooplancton							
10.							

Entrez le nom du groupe	[F3] Quitter [F8] Page suivante [F2] ↑      [F4] ↓	[F7] Page précédente [F9] Terminé [F5] ←      [F6]
-------------------------	--	--

Les messages suivants apparaissent le moment venu :

(1) Entrez PP (0 pour un consommateur, 1 pour un autotrophe, une valeur entre 0 et 1 pour un organisme à la fois producteur et consommateur.

Si vous répondez 1 le programme vous avertit :

« Attention ! il s'agit d'un producteur primaire facultatif avec consommation et importation »

(2) Entrez l'exportation qui comprend les captures par les pêcheurs ou les récoltes

(3) Entrez la biomasse (Attention à l'unité de temps !)

(4) Entrez la valeur de PB (Attention à l'unité de temps !)

(5) Entrez la valeur de QB (Attention à l'unité de temps !)

(6) Entrez la valeur de EE, rendement écotrophique -1 si inconnu ( $0 < EE < 1$ )

(7) Entrez la valeur du coefficient de transformation  $GE = PB/QB$  ;  $GE < = 1$

#### 9.4.5 *PB, le rapport Production/Biomasse*

Entrez ici les valeurs de PB pour chaque groupe dans l'unité de temps choisie au départ ( $\text{an}^{-1}$  par exemple). L'entrée de PB est facultative. La production elle-même est décrite au paragraphe 7.2.

#### 9.4.6 *QB, le rapport Consommation/Biomasse*

Les rapports QB sont entrés dans les mêmes unités que pour PB. L'entrée de QB est également facultative. Ce paramètre est décrit aux paragraphes 6.1 et 7.1.

#### 9.4.7 *EE, le rendement écotrophique*

Comme déjà dit, le rendement écotrophique est la proportion de la production qui est exportée ou absorbée dans la chaîne trophique. C'est un paramètre difficile à mesurer directement et dont la valeur est comprise entre 0 et 1. Il est, en fait, proche de 1 pour la plupart des groupes (Paragraphe 7.5). EE n'a pas d'unité et son entrée est facultative.

#### 9.4.8 *GE, le coefficient de conversion*

Le coefficient de conversion (brute) GE est le rapport entre la production et la consommation ; il n'a donc pas d'unité. Son entrée est facultative et n'est pas possible si PB et QB ont tous deux été donnés pour le groupe considéré. Si PB et GE ont été fournis, le programme calculera QB. Si une valeur de QB est ensuite fournie à la faveur de corrections sur le fichier originel, le programme vérifiera que les valeurs de PB, QB et GE disponibles pour ce même groupe sont compatibles. Dans le cas contraire, un message sera affiché à l'écran.

Habituellement, GE est compris entre 0.1 et 0.3 car la grande majorité des groupes consomment 3 à 10 fois plus de biomasse qu'ils n'en produisent. Ceci est vérifié par ECOPATH II et des avertissements sont affichés quand la production dépasse la consommation, comme cela risque de s'avérer pour les coraux et les bénitiers, ou si la production dépasse la moitié de la consommation, ce qui est possible chez les bactéries, chez certains petits *nauplii* et chez les larves, mais non chez les autres groupes.

#### 9.4.9 *L'écran pour l'entrée des captures*

Les récoltes et captures sont entrées sur l'écran suivant (Document 9.5). Les unités doivent être les mêmes que pour les autres flux du système (tonnes  $\text{km}^{-2} \text{an}^{-1}$  par exemple). Les récoltes et captures doivent toujours être entrées. Les valeurs nulles sont admises par défaut.

Si, pour un groupe, les captures entrées ici dépassent les exportations entrées précédemment, un message d'erreur apparaîtra sur l'écran. Il en sera de même si une exportation a été entrée et la capture correspondante a été oubliée.

Les récoltes entrées ici ne sont utilisées que pour le calcul du « rendement de la pêcherie », c'est-à-dire, du rapport entre la production exploitée et la production primaire totale.

## Document 9.5

Edit Entry Routine for Harvests	
Please enter the harvests, e.g. fishery catches, by group:	
Harvests	
1.	0.050
2.	0.000
3.	0.000
4.	0.000
5.	0.000
6.	0.000
7.	0.000
8.	0.000
9.	0.000
10.	0.000
Group name: Apex predators	[F3]-quit      [F7]-prev. page [F8]-next page [F9]-done [F2]-↑ [F4]-↓ [F5]-→ [F6]-

Entrée des captures ou récoltes	
Entrez ici les captures des pêcheurs ou les récoltes en aquaculture	
1.	
2.	
3.	
.	
.	
10.	
Groupe : Prédateurs du sommet	[F3] Quitter      [F7] Page précédente [F8] Page suivante [F9] Terminé [F2] ↑      [F4] ↓      [F5] ←      [F6]

*Si les captures sont plus élevées que les exportations, le message suivant apparaît :*

« Les exportations doivent être supérieures aux captures ou récoltes : vérifiez si d'autres captures doivent être entrées.»	
Appuyez sur une touche pour continuer, puis tapez :	[F7] pour entrer les captures [F9] pour continuer

#### 9.4.10 La nourriture non assimilée

Quelque soit le groupe considéré, une partie de sa nourriture est excrétée sous forme d'urine et de fèces et n'est donc pas utilisée par l'animal ; cette nourriture non assimilée n'a été étudiée que pour quelques organismes aquatiques intéressants pour les biologistes des pêches. Faute d'estimation connue pour le groupe en question, nous suggérons une valeur de 20 % (Paragraphe 7.4).

Ce paramètre n'a pas d'unité et il est entré sous forme de pourcentage (Document 9.6). Le programme vérifie que la somme (coefficient de transformation brute GE exprimé en pourcentage + nourriture non assimilée) est effectivement inférieure à 100 %. Dans le cas contraire, un message d'erreur est affiché. Il faut alors modifier le pourcentage de nourriture non assimilé ou encore modifier les valeurs de PB ou QB ou GE avant tout nouvel essai d'ECOPATH II (Paragraphe 10). On peut quitter l'écran du document 9.6 en pressant la touche <F5> à plusieurs reprises.

#### Document 9.6

Edit Entry Routine for Unassimilated Food	
Please enter the percentage of food that is not assimilated.	
1. 20	
2. 20	
3. 20	
4. 20	
5. 20	
6. 20	
7. 20	
8. 0	
9. 20	
Group name: Apex predators	[F3]-quit      [F7]-prev. page [F8]-next page    [F9]-done [F2]-↑    [F4]-↓    [F5]-←    [F6]-

Entrée de la nourriture non assimilée	
Entrez le pourcentage de nourriture ingérée et non assimilée	
1.	
.	
.	
9.	
Groupe : Prédateurs du sommet	[F3] Quitter      [F7] Page précédente [F8] Page suivante    [F9] Terminé [F2] ↑      [F4] ↓      [F5] ←      [F6]



### 9.4.11 La composition du bol alimentaire

Comme dit au paragraphe 7.3, les informations sur le régime alimentaire doivent figurer sous forme de proportion relative en volume ou en poids des différentes proies dans le bol alimentaire. Toute importation au bénéfice d'un groupe est considérée comme une consommation ; à l'opposé, une émigration à partir de ce même groupe serait assimilée à une production. Tous les écrans sur lesquels sont entrés les régimes alimentaires comportent une ligne munie du code « IM » et du mot « Import ». La proportion de nourriture provenant de cette importation devra y être entrée (Document 9.7) ; Il en est de même pour le détritris sur la ligne notée « DE ».

#### Document 9.7

Edit Entry Routine for Diet Composition	
Diet composition of ( 1 ) Apex predators	
DIET	
1.	0.0000
2.	0.7500
3.	0.1500
4.	0.0000
5.	0.0000
6.	0.0000
7.	0.1000
8.	0.0000
9.	0.0000
DE.	0.0000
IM.	0.0000
Sum =	
Group name: Apex predators	[F3]-quit [F7]-prev. page [F8]-next page [F9]-done [F2]-↑ [F4]-↓ [F5]-← [F6]-→

Entrée des régimes alimentaires	
Régime alimentaires du groupe 1 : Prédateurs du sommet	
1.	
.	
.	
9.	
DE.	
IM.	
Total =	[F3] Quitter [F7] Page précédente
Groupe : Prédateurs du sommet	[F8] Page suivante [F9] Terminé
	[F2] ↑ [F4] ↓ [F5] ← [F6] →

Si le total n'est pas égal à 1, un message apparaît :

« Total = < 1 »

Naturellement, la somme des proportions des différentes proies doit être égale à 1 avant qu'on ne puisse quitter l'écran représentatif du groupe en question ; un compteur montrant en permanence la somme des valeurs entrées vous aidera. Lorsque les régimes alimentaires de tous les groupes ont été entrés, appuyez sur <F9> pour procéder à la sauvegarde de vos données.

## 9.5 Les besoins en paramètres du modèle

Il n'est pas absolument nécessaire d'entrer tous les paramètres utilisés lors de la construction du modèle. ECOPATH II relie la production de chaque groupe à la consommation par les autres groupes et utilise ces relations pour calculer les paramètres qui manquent d'après l'idée exprimée par l'équation (1) selon laquelle la production de tout groupe doit terminer en un endroit quelconque du système. Ceci peut être exprimé par :

$$\text{Production} = \text{Exportation} + \text{Consommation par prédation} + \text{Autres pertes}$$

où la prédation est ce qui relie les différents groupes entre eux. ECOPATH II équilibre le système en utilisant une équation de production du type ci-dessus. Pour un système de 3 groupes, les équations de production s'écriraient ainsi :

$$P_1 = EX_1 + B_1 \cdot QB_1 \cdot DC_{11} + B_2 \cdot QB_2 \cdot DC_{21} + B_3 \cdot QB_3 \cdot DC_{31} + B_1 \cdot PB_1 \cdot (1 - EE_1)$$

$$P_2 = EX_2 + B_1 \cdot QB_1 \cdot DC_{12} + B_2 \cdot QB_2 \cdot DC_{22} + B_3 \cdot QB_3 \cdot DC_{32} + B_2 \cdot PB_2 \cdot (1 - EE_2)$$

$$P_3 = EX_3 + B_1 \cdot QB_1 \cdot DC_{13} + B_2 \cdot QB_2 \cdot DC_{23} + B_3 \cdot QB_3 \cdot DC_{33} + B_3 \cdot PB_3 \cdot (1 - EE_3)$$

où pour le groupe (i)

$P_i$  est la production totale,

$EX_i$  est l'exportation à partir du groupe,

$DC_{ij}$  est la proportion de la proie (j) dans la ration de (i),

$B_i$  est la biomasse,

$QB_i$  est le rapport Consommation/Biomasse,

$PB_i$  est le rapport Production/Biomasse, et

$EE_i$  est le rendement écotrophique.

$EX_i$  et  $DC_{ij}$  doivent être entrés dans tous les cas. L'entrée de  $B_i$ ,  $QB_i$ ,  $PB_i$  et  $EE_i$  est facultative. Le système d'équations linéaires peut être résolu même si un ou plusieurs paramètres sont inconnus pour l'un quelconque des groupes. Il n'est pas nécessaire que l'inconnue soit le même paramètre pour tous les groupes car le programme peut traiter toute combinaison d'inconnues. L'algorithme utilisé est décrit en annexe 4. Plusieurs algorithmes incorporés au programme tiennent compte du fait que de nombreux éléments de la matrice alimentaire (tableau contenant tous les  $DC_{ij}$ ) sont nuls. Ceci permet d'évaluer plus d'une inconnue par groupe. Dans certains cas, on peut ainsi évaluer  $QB$  en plus de  $B$ ,  $PB$  ou  $EE$  du groupe.

Il n'est généralement pas possible de calculer les biomasses ou les rapports  $PB$  des prédateurs du sommet pour lesquels il n'y aurait pas d'exportation.

Lorsque les données fournies ne sont pas suffisantes, un message apparaît lors de l'exécution du programme de calcul des paramètres ECOPAR.EXE. Il faut alors sortir de ce programme et compléter le fichier (Paragraphe 11).

## 9.6 La sauvegarde des données

Lorsque l'entrée des données est achevée, l'opération finale est la constitution et la sauvegarde du fichier correspondant (Document 9.8a). Pour cela, on entre le nom de l'unité (A, B,...) suivi de « : » et du nom du fichier, comme on procède habituellement avec DOS (par exemple A:NOMDUFICHIER). Ne donnez pas de suffixe (.EII) ; c'est le programme qui le fait. Le nom du fichier doit être impérativement limité à huit caractères et ne doit comporter aucun des signes suivants :

. " / \ [ ] | < > + = ; : ,

En outre, les codes de contrôle du DOS (les codes ASCII de 0 à 31) ne peuvent pas être appliqués.

Avant d'entrer le nom de votre fichier, vous pouvez appuyer sur <F6> et obtenir la liste des fichiers figurant dans le répertoire auquel vous aurez accès par défaut dans l'unité que vous aurez spécifiée (A: ou B: ou C: ...). C'est dans ce répertoire que votre fichier sera copié. Si vous ne le souhaitez pas, il suffira de spécifier un autre répertoire, après avoir quitté ECOPATH II en faisant :

C: <RETOUR>

CD C:\ECOPATH <RETOUR>

Choisissez un nom réellement descriptif de votre fichier et n'utilisez que des lettres ou des chiffres. Nous vous suggérons que le dernier caractère soit un chiffre indiquant le numéro de la version du fichier que vous étudiez. Ainsi, MODELA1 désignera la première version du modèle A et MODELA10 en désignera la dixième.

Document 9.8a

Save Routine of ECOPATH II - ECOEDIT	
Enter filename to save these data : OCEANSCS	
Please use letters (A-Z) and/or numbers only.	[F1]-redo routine [F3]-quit [F10]-change disk

ECOPATH II : Sauvegarde des données	
Entrez le nom du fichier pour sauvegarder ces données : xxxx	
N'utilisez que des lettres (A-Z) et/ou des chiffres	[F1] Recommencer cette routine [F3] Quitter [F10] Changer de disquette

## 10. LA CORRECTION DES DONNEES

Après être revenu au menu principal d'ECOPATH II, choisissez <E> pour accéder de nouveau au programme de correction des données ECOEDIT.EXE.

### 10.1 Choisir un fichier

Le premier écran demande si vous souhaitez corriger ou éditer un fichier ou si vous voulez en créer un nouveau. Vous répondez <E> puis <RETOUR>. Ensuite, le nom du fichier à corriger doit être donné (sans le suffixe .EII). Si nécessaire, vous pouvez appuyer sur <F6> puis sur la lettre (A, B, C, ...) désignant l'unité où se trouve le répertoire contenant vos fichiers. Vous en obtiendrez alors la liste et vous pourrez taper le nom du fichier choisi. Si vous ne désirez pas créer de nouveau fichier, tapez simplement <N> et <RETOUR>.

#### Document 9.8b

<i>Lorsque vous voulez corriger un fichier existant, l'écran se présente comme suit :</i>	
ECOPATH II : Correction des fichiers	
Entrez le nom du fichier souhaité. Précisez éventuellement l'unité : A ; B ; ... , mais ne donnez pas de suffixe	
Les fichiers doivent être dans votre répertoire actuel. Ils portent le suffixe .EII	[F3] Quitter [F6] Liste des fichiers

### 10.2 Changer la valeur d'un paramètre

Au fur et à mesure de votre travail sur les différents écrans, vous pouvez, à volonté, ajouter, changer ou supprimer des valeurs chiffrées, des noms de groupes, etc.

### 10.3 Ajouter de nouveaux groupes

Vous pouvez augmenter la liste des groupes en ajoutant simplement de nouveaux noms et, pour chacun d'eux, les valeurs correspondantes. L'ensemble de la matrice des régimes alimentaires sera automatiquement recomposée par le programme en incorporant ce/ces nouveaux groupes.

### 10.4 Supprimer des groupes

La suppression d'un groupe est une opération un peu plus complexe que l'incorporation de nouveaux. Cette opération consiste à remplacer par une valeur négative (-1 par exemple) toutes les valeurs des paramètres du groupe à éliminer ; ensuite appuyez sur <F9> plusieurs fois de suite jusqu'à ce que vous parveniez à l'écran vous permettant de sauvegarder votre fichier. Vérifiez alors votre fichier toujours à l'aide du programme de correction appelé par <E> sur le menu principal pour vous assurer que le groupe a effectivement été éliminé. Prenez soin de bien supprimer tous les paramètres.

### 10.5 Sauvegarder les corrections

Le dernier écran du programme de correction des fichiers en permet la sauvegarde ; il suffit d'entrer le nom du fichier comme expliqué plus haut. Si vous ne souhaitez pas sauvegarder le fichier modifié, appuyez sur < F3 > pour sortir du programme et revenir au menu principal.

## 11. L'IMPRESSION DES FICHIERS

La troisième option offerte sur le menu est :

< H > « Hard copy » (Impression)

Sélectionnez le fichier à imprimer comme exposé au paragraphe 10.1 ; une copie en sera immédiatement réalisée par votre imprimante.

#### Document 9.8c

ECOPATH II : Impression des fichiers	
Entrez le nom du fichier Précisez éventuellement l'unité : A ; B ; ... , mais ne donnez pas de suffixe	
	[F3] Quitter [F6] Liste des fichiers
<i>L'écran suivant invite à imprimer. Appuyez sur une touche quand l'imprimante est prête. Si l'imprimante n'est pas branchée, le programme vous avertira :</i>	
L'imprimante n'est pas prête. Vérifiez S.V.P. Frapper sur une touche pour continuer	[F3] Quitter

## 12. L'ESTIMATION DES PARAMETRES MANQUANTS

Sur le menu principal, tapez < P > pour accéder au programme ECOPAR.EXE qui calculera les paramètres manquants sur l'hypothèse selon laquelle l'écosystème est en état d'équilibre.

### 12.1 Choisir un fichier

Le premier écran demande le nom du fichier étudié ; procédez comme indiqué au paragraphe 10.1

### 12.2 La méthode de calcul

Les calculs sont réalisés à l'aide d'algorithmes et d'un programme d'inversion de matrice décrits plus haut dans les grandes lignes ; l'annexe 4 fait une présentation des calculs dans le détail.

Une fois les paramètres estimés, le programme équilibre les entrées et les sorties pour chacun des groupes en utilisant la respiration pour effectuer les ajustements selon la relation suivante :

Consommation = Production + Respiration + Nourriture non assimilée

où pour chaque groupe :

Consommation = Biomasse \* (Consommation/Biomasse),

Production = Biomasse \* (Production/Biomasse) \* (1 - PP), et

PP est la proportion de la production du groupe qui est d'origine autotrophe ;

1 - PP est nul pour les plantes et est égal à 1 pour les hétérotrophes. Il a une valeur intermédiaire pour les coraux, les bécotiers et autres animaux comportant des algues symbiotiques.

Respiration = nourriture consommée et non utilisée pour la production d'urine ou de fèces (Paragraphe 6.3).

Nourriture non assimilée = nourriture consommée et excrétée sous forme d'urine et/ou de fèces (Paragraphe 9.4.10) et rejoignant le détritus.

Si l'unité du modèle est un élément nutritif, il n'y a pas de respiration ; le modèle est alors équilibré de sorte que les excréments soient égales à la différence entre la consommation et la production.

#### Document 12.0

Le premier écran apparaît comme ceci :

ECOPATH II : Estimation des paramètres	
Entrez le nom du fichier souhaité. Précisez éventuellement l'unité : A ; B ; ... , mais ne donnez pas de suffixe	
	[F3] Quitter [F6] Liste des fichiers
Après avoir entré un nom de fichier, le message suivant apparaît :	
ECOPATH II : Estimation des paramètres	
Entrez le nom du fichier : xxx Les paramètres sont calculés par la méthode de l'inversion de matrice généralisée. L'optimisation est recherchée jusqu'à ce que la valeur de la matrice soit proche d'un entier. $2*N + \text{valeur} =$	
Les fichiers doivent être dans votre répertoire actuel. Ils portent le suffixe .EII	

En cas de problème, l'écran suivant vous avertit :

<p>Les données fournies sont insuffisantes ; cela peut venir de :</p> <p>1) Pour chaque équation, c'est-à-dire, pour chaque groupe, un seul des paramètres suivants doit rester inconnu :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>a) La biomasse B</li> <li>b) Le rapport Production/Biomasse PB</li> <li>c) Le rendement écotrophique EE</li> </ul> <p>2) Par ailleurs, le rapport QB peut être inconnu pour un prédateur si B, QB, PB, EE sont connus pour l'une de ses proies et si, pour tous les groupes qui se nourrissent de ce prédateur et de sa proie, B et QB sont connus.</p>
--

Il faut corriger votre fichier

Appuyez sur une touche quelconque pour revenir au menu principal.

### 12.3 Evaluer la qualité des résultats d'ECOPATH II

Le programme calcule les paramètres manquants ainsi que divers indices, et les résultats sont donnés sur plusieurs écrans successifs. Vous pouvez les examiner un par un (appuyez sur n'importe quelle touche pour en obtenir le défilement) ou au contraire, obtenir l'impression d'une partie ou de l'ensemble des résultats à la fin du programme (Paragraphe 12.4).

A la première utilisation, votre modèle peut ne pas vous sembler très convaincant. Faites attention aux avertissements apparaissant sur certains écrans. Dans les cas les plus graves, le programme s'interrompra et vous devrez corriger vos données. Dans les cas moins graves, et pour vous permettre d'identifier le problème, vous ne recevrez qu'un avertissement mais le programme ne sera pas interrompu. Les éléments suivants vous sont fournis pour vous aider à évaluer la qualité des résultats.

#### 12.3.1 Les valeurs de EE sont-elles entre 0 et 1 ?

Le premier élément à vérifier, et sans doute le plus important, est le rendement écotrophique EE. Les valeurs figurent dans la colonne EE sur le premier écran (Document 12.1). Elles doivent être comprises entre 0 et 1. La

Document 12.1

Parameter Estimation for ECOPATH II						
GROUP NAME	PP	BIOMASS	P/B	Q/B	EE	GROSS EFF.
1. Apex predators	0.00	0.050	1.200	15.000	0.833	0.800
2. Epipelagic nekt	0.00	0.500	2.000	9.300	0.940	0.215
3. Mesopelagics	0.00	2.600	0.600	2.900	0.854	0.207
4. Bathypelagics	0.00	0.020	0.100	0.400	0.600	0.250
5. Benthic fish	0.00	1.500	0.075	0.300	0.600	0.250
6. Benthos	0.00	5.000	0.100	0.400	0.561	0.250
7. Zooplankt. large	0.00	10.000	0.500	2.500	0.764	0.200
8. Phytoplankton	1.00	1.000	400.000	0.000	0.626	-
9. MicroZooplankt.	0.00	2.500	20.000	96.000	0.428	0.208
10. Detritus	0.00	1.000	-	-	0.009	-

Press any key to continue ...

ECOPATH II : Estimation des paramètres						
Groupe	PP	Biomasse	PB	QB	EE	Rend. brut
1. Prédateurs du sommet						
2. Nekton épipélagiques						
3. Mésopélagiques						
4. Bathypélagiques						
5. Poissons benthiques						
6. Benthos						
7. Zooplancton						
8. Phytoplancton						
9. Microzooplancton						
10. Détritus						

Tapez une touche quelconque pour continuer...

limite inférieure indique que le groupe en question n'est ni capturé ni consommé par aucun des autres groupes. De même, la limite supérieure traduit une très forte prédation ou une pression de pêche exceptionnelle où très peu d'animaux meurent de vieillesse. Bien que toutes les valeurs de EE soient observables dans la nature, notre expérience en matière de modélisation nous permet de dire que pour la plupart des groupes, EE est proche de 1, à l'exception des prédateurs du sommet de la chaîne trophique qui atteignent des âges et des tailles élevées, et des producteurs primaires, comme il en est question au paragraphe 7.5.

Si EE est supérieur à 1, il y a une erreur quelque part : un groupe ne peut fournir plus de nourriture qu'il n'en produit. Une telle anomalie peut venir du fait que l'état d'équilibre, supposé par hypothèse, n'est pas effectivement réalisé pour une pêcherie ou un stock non exploité auparavant. Sauf si ce déséquilibre est connu, nous vous suggérons de vérifier de très près vos données.

Il peut être utile de vérifier la consommation de nourriture des prédateurs ainsi que leur production. Comparez aussi la consommation des prédateurs et la production de leurs proies (Paragraphe 12.5.2). Le plus souvent, la matrice des régimes alimentaires devra être modifiée. En effet, les chiffres qui y figurent ont plus souvent une valeur indicative que réelle. De plus, les résultats d'ECOPATH II sont sensibles aux variations de cette matrice.

Souvent, le cannibalisme (ou la prédation d'un groupe sur lui-même) pose des problèmes. Un cannibalisme supérieur à 10 % du bol alimentaire peut suffire pour induire une consommation supérieure à la production. En cas de difficulté, il faut séparer le groupe en deux sous-groupes, l'un des deux seulement étant prédateur de l'autre (Annexe 5). Le sous-groupe de plus petite taille, consommé par l'autre, aura un PB plus élevé car la production augmente en raison inverse de la taille.

Quand vous modifiez votre fichier original, faites un seul changement à la fois avant de relancer le programme de calcul ; notez bien à chaque fois ce que vous faites et pourquoi. Vous arriverez ainsi progressivement à des résultats acceptables.

### *12.3.2 Le rendement écotrophique du détritus*

Par définition, le rendement écotrophique EE du détritus est le rapport entre ce qui sort du détritus et ce qui y entre. Dans une situation d'équilibre, ce rapport est égal à 1.

Une estimation de EE inférieure à 1 indique qu'il entre plus de matière dans le détritus qu'il n'en sort. On admet que la différence est accumulée et transformée en sédiments. Il s'agit, en fait, d'une exportation à partir du détritus.

Une valeur de EE supérieure à 1 doit attirer l'attention. Cela veut dire en effet que la production primaire et les apports des niveaux inférieurs du réseau trophique sont trop faibles pour subvenir à toute la consommation du



système. Il faudra examiner de très près la production et la consommation de ces niveaux inférieurs.

### **12.3.3 Les coefficients de transformation sont-ils vraisemblables ?**

Le coefficient brut de transformation GE est le rapport Production/ Consommation évoqué au paragraphe 9.4.8. Le plus souvent, les valeurs sont comprises entre 0.1 et 0.3 ; les exceptions sont les coraux et les petits organismes à croissance rapide. Si les estimations de GE sont irréalistes (Document 12.1), vérifiez les paramètres qui ont été entrés, surtout ceux des groupes dont la production a été calculée. La solution se trouve souvent dans une étude attentive de la matrice alimentaire des prédateurs des groupes posant problèmes et dans les corrections ainsi suggérées de cette matrice.

## **12.4 L'impression des résultats**

Après avoir examiné tous les écrans, vous pourrez choisir d'imprimer :

- 1) les coefficients de mortalité,
- 2) les écrans eux-mêmes, ou
- 3) les régimes alimentaires et les indices de sélection.

Finalement, vous devrez, sur le dernier écran, sauvegarder le fichier de vos résultats (fichier avec le suffixe .RUN donné par le programme).

## **12.5 Paramètres estimés, indices et rapports**

Le programme de calcul fournit les valeurs de toute une série d'indices et de rapports qui permettent de caractériser l'écosystème dans son ensemble ainsi que les différents groupes (Documents 12.3 à 12.5). Nous avons seulement inclus les indices dont nous pensons que l'emploi va se généraliser. Vous pouvez d'ailleurs nous en suggérer d'autres qui seraient à inclure dans des versions ultérieures. De même, vos interprétations et vos idées sur les valeurs observées des indices actuellement calculés seront les bienvenues. Envoyez-nous une disquette avec vos données ou une sortie sur imprimante de vos résultats, et nous vous ferons part de nos commentaires sur votre modèle.

### **12.5.1 Le flux vers le détritus**

Comme déjà dit, le flux vers le détritus comprend, pour chaque groupe, les excréta et les éléments morts de vieillesse, de maladie etc. (les autres mortalités). Le flux vers le détritus doit être positif pour tous les groupes (Document 12.2) ; les unités sont celles du modèle (par exemple, tonnes km<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>).

### **12.5.2 La consommation de nourriture**

Elle est calculée comme le produit de la biomasse par le rapport Consommation/Biomasse ; l'unité est la même que ci-dessus (Document 12.3).

## Document 12.2

Parameter Estimation for ECOPATH II				
GROUP NAME	EXPORT *)	CATCHES	Unassim. Food	FLOW TO DETRITUS
1. Apex predators	0.050	0.050	0.200	0.150
2. Epipelagic nekt	0.000	0.000	0.200	0.990
3. Mesopelagics	0.000	0.000	0.200	1.737
4. Bathypelagics	0.000	0.000	0.200	0.002
5. Benthic fish	0.000	0.000	0.200	0.135
6. Benthos	0.000	0.000	0.200	0.620
7. Zooplankt. large	0.000	0.000	0.200	6.178
8. Phytoplankton	0.000	0.000	0.000	149.535
9. Microzooplankt.	0.000	0.000	0.200	76.616
10. Detritus	233.066	0.000	0.000	0.000

\*) 'Exports' refer to 'losses' to other systems and include catches.

Press any key to continue ...

ECOPATH II : Estimation des paramètres				
Groupe	Exportations *)	Captures	Nourriture non assimilée	Flux vers le détritius
1. Prédateurs du sommet				
2. Nekton épipélagiques				
3. Mésopélagiques				
4. Bathypélagiques				
5. Poissons benthiques				
6. Benthos				
7. Zooplancton				
8. Phytoplancton				
9. Microzooplancton				
10. Détritius				

\*) Ceci comprend les exportations vers d'autres écosystèmes et les captures des pêcheurs

Appuyez sur une touche quelconque pour continuer...

### 12.5.3 Les quantités exportées ou ingérées

Pour tout groupe (i), la quantité exportée ou consommée par des prédateurs à l'intérieur du système est calculée par  $PB_i * B_i * EE_i$ , paramètres qui ont tous été déjà définis. Le résultat est donné dans la colonne « Prod\*EE » (Document 12.3). L'unité est la même que précédemment.

### 12.5.4 Le rendement net

Il s'agit du rapport Production/Consommation de nourriture réellement assimilée, soit :

$$\text{Rendement net} = PB / (QB * (1-GS))$$

où PB est le rapport Production/Biomasse,  
 QB est le rapport Consommation/Biomasse, et  
 GS est la proportion de nourriture ingérée et non assimilée.

Le rapport ainsi obtenu n'a pas d'unité (Document 12.3) ; il est positif et inférieur à 1 dans tous les cas, à l'exception des groupes comportant des algues symbiotiques (Paragraphe 9.4.8).

### 12.5.5 Les niveaux trophiques

Le concept de niveau trophique a été introduit par Lindeman (1942). Dans ECOPATH II, un niveau trophique n'est pas un nombre entier comme le proposait Lindeman mais un nombre décimal comme Odum et Heald (1975) l'ont suggéré. Le programme donne un niveau trophique (TL) de 1 aux producteurs primaires et au détritus. Le niveau trophique des consommateurs est égal à 1 + la moyenne des niveaux trophiques de chaque proie, pondérée selon leur importance dans l'alimentation du prédateur.

Ainsi, un animal consommant des plantes (TL = 1) pour 40 % de sa nourriture et des herbivores (TL = 2) pour 60 % aura un niveau trophique de  $1 + [0.4 * 1 + 0.6 * 2] = 2.6$ .

Le niveau trophique est un indice sans unité (Document 12.3).

#### Document 12.3

Parameter Estimation for ECOPATH II					
GROUP NAME	FOOD INTAKE	PROD = EE	NET EFF.	TROPHIC LVL.	OMNIV IND.
1. Apex predators	0.750	0.050	0.100	4.210	0.0432
2. Epipelagic nctk	4.650	0.940	0.259	3.275	0.3503
3. Mesopelagics	7.540	1.332	0.259	3.349	0.2316
4. Bathypelagics	0.008	0.001	0.313	2.615	0.5805
5. Benthic fish	0.450	0.060	0.313	2.672	0.4111
6. Benthos	2.000	0.200	0.313	2.053	0.0526
7. Zooplankt. large	25.000	3.822	0.250	2.600	0.2400
8. Phytoplankton	0.000	250.465	-	1.000	0.0000
9. Microzooplankt.	240.000	21.304	0.250	2.000	0.0000
10. Detritus	-	-	-	1.000	0.3061

Press any key to continue ...

ECOPATH II : Estimation des paramètres					
Groupe	Consommation de nourriture	Prod*EE	Rendement net	Niveau trophique	Indice d'omnivorie
1. Prédateurs du sommet					
2. Nekton épipélagiques					
3. Mésopélagiques					
4. Bathypélagiques					
5. Poissons benthiques					
6. Benthos					
7. Zooplancton					
8. Phytoplancton					
9. Microzooplancton					
10. Détritus					

Tapez une touche quelconque pour continuer...

### 12.5.6 L'indice d'omnivorie

Le concept d'indice d'omnivorie (OI) a été introduit en 1987 (Pauly et coll., 1992) dans la première version d'ECOPATH II. Il s'agit de la variance du niveau trophique des différentes proies du prédateur étudié. OI s'écrit :

$$OI_i = \sum_j (TL_j - (TL_i - 1))^2 * DC_{ij}$$

où TL<sub>j</sub> est le niveau trophique de la proie (j),  
 TL<sub>i</sub> est le niveau trophique du prédateur (i) considéré, et  
 DC<sub>ij</sub> est la proportion de la proie (j) dans le bol alimentaire de ce prédateur (i).

Si OI est nul, le consommateur en question est très spécialisé et ne se nourrit que sur un niveau trophique. En revanche, une valeur élevée de OI traduit une prédation exercée sur plusieurs niveaux trophiques. OI est un autre indice sans unité.

### 12.5.7 La respiration

Dans ECOPATH II, la respiration est un facteur utilisé pour équilibrer les flux entre les groupes. Elle n'est donc jamais entrée. Toutefois, des valeurs connues peuvent toujours être comparées à celles calculées par le programme (Document 12.4) et les paramètres entrés peuvent, éventuellement, être ajustés en conséquence.

La respiration est calculée comme la différence entre la consommation totale de nourriture assimilée et la production qui n'est pas d'origine autotrophe. En effet, la nourriture assimilée ne peut servir que pour la production ou la respiration. Cette dernière est toujours positive. L'unité en est celle du modèle (tonnes km<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>). Il faut rappeler que si l'unité est un élément minéral, la respiration est nulle car un élément minéral est toujours excrété et recyclé dans le système.

### 12.5.8 L'assimilation

La quantité de nourriture consommée et assimilée par chaque groupe est calculée comme suit :

$$B_i * QB_i * (1 - GS_i)$$

où B<sub>i</sub> est la biomasse du groupe (i)  
 La signification des paramètres QB<sub>i</sub> et GS<sub>i</sub> est celle donnée au paragraphe 12.5.4.

Ces trois paramètres peuvent être entrés ; l'assimilation est un flux exprimé, comme la respiration, dans les unités du modèle (Document 12.4).

### 12.5.9 Le rapport Respiration/Assimilation

Ce rapport, dont les valeurs sont fournies par le programme (Document 12.4), est toujours inférieur à 1. En effet, la respiration ne peut être supérieure à l'assimilation. Pour les prédateurs de niveau élevé et dont la production est assez faible, ce rapport peut être proche de 1 alors qu'il sera très faible pour les organismes de niveau trophique inférieur.

### 12.5.10 Le rapport Production/Respiration

Ce rapport exprime le devenir de la nourriture assimilée. Du point de vue du calcul, il peut prendre n'importe quelle valeur positive mais, pour des raisons thermodynamiques, il sera toujours inférieur à 1. C'est une grandeur sans unité (Document 12.4).

### 12.5.11 Le rapport Respiration/Biomasse

Ce rapport, qui n'a pas d'unité (Document 12.4), peut prendre toute valeur positive. Il peut servir à équilibrer le système lorsqu'on a déjà acquis une certaine expérience dans l'emploi d'ECOPATH II.

#### Document 12.4

Parameter Estimation for ECOPATH II					
GROUP NAME	RESPIRATION	ASSIMILATION	RESP/ASSIM	PROD/RESP	RESP/BIO
1. Apex predators	0.540	0.600	0.900	0.111	10.000
2. Epipelagic nekt	2.720	3.720	0.731	0.368	5.440
3. Mesopelagics	4.472	6.032	0.741	0.349	1.720
4. Bathypelagics	0.004	0.006	0.668	0.455	0.220
5. Benthic fish	0.240	0.360	0.668	0.455	0.165
6. Benthos	1.100	1.600	0.688	0.455	0.220
7. Zooplankt. large	15.000	20.000	0.750	0.333	1.500
8. Phytoplankton	0.000	-	-	-	-
9. Microzooplankt.	142.000	192.000	0.740	0.352	56.000
10. Detritus	0.000	-	-	-	-

Press any key to continue ...

ECOPATH II : Estimation des paramètres					
Groupe	Respiration	Assimilation	Resp./Assim.	Prod./Resp.	Resp./Bio.
1. Prédateurs du sommet					
2. Nekton épipélagiques					
3. Mésopélagiques					
4. Bathypélagiques					
5. Poissons benthiques					
6. Benthos					
7. Zooplancton					
8. Phytoplancton					
9. Microzooplancton					
10. Détritus					

Tapez une touche quelconque pour continuer...

## 12.6 Résumé des statistiques

Un certain nombre de données statistiques décrivent l'ensemble de l'écosystème (Document 12.5). Plusieurs d'entre elles permettent d'en caractériser l'état de maturité au sens de Odum (1969) comme expliqué sur le document 12.6.

### Document 12.5

SUMMARY STATISTICS		
Sum of all consumption	=	280.4
Sum of all exports	=	233.9
Sum of all respiratory flows	=	166.1
Sum of all flows into detritus	=	236.0
Total system throughput	=	916.4
Sum of all production	=	458.2
The fishery has a "mean trophic level"	=	5.22
Its gross efficiency (catch/prim. prod.) is	=	0.0001
*)		
Calculated total net primary production	=	400.0
Total primary production/total respiration	=	2.4084
Net system production	=	233.916
Total primary production/total biomass	=	17.2637
Total biomass/total throughput	=	0.025
Total biomass (excl. detritus)	=	23.170
Total catches	=	0.050
Connectance Index	=	0.284
System Omnivory Index	=	0.173
Press any key to continue...		

RESUME DES STATISTIQUES	
Sommes de toutes les consommations	
Somme de toutes les exportations	
Somme de tous les flux respiratoires	
Somme de tous les flux vers le détrit	
Transferts totaux	
Somme de toutes les productions	
Niveau trophique moyen de la pêche	
Rendement brut de la pêche (capture/production primaire)	
*)	
Production primaire nette totale calculée	
Production primaire totale/respiration totale	
Production nette du système	
Production primaire totale/biomasse totale	
Biomasse totale/transferts totaux	
Biomasse totale (sans le détrit)	
Captures totales	
Indice de connectance	
Indice d'omnivorie du système	
Tapez une touche quelconque pour continuer...	

\*) Les informations suivantes peuvent apparaître à l'écran et non sur l'imprimante :

Production primaire totale indiquée
Production primaire nette totale indiquée
Contribution vers le détrit non prise en compte en provenance des producteurs primaires.
Cette contribution est considérée comme une importation vers le détrit.
Vous pouvez :
1. Recommencer avec de nouvelles valeurs de PB, B ou EE pour les producteurs primaires ;
2. Vérifier que vous n'avez pas oublié un producteur primaire ;
3. Vérifier la valeur indiquée de la production primaire totale ;
4. Accepter la différence observée plus haut.

### 12.6.1 Les transferts totaux

Les transferts totaux (Document 12.5) sont la somme de tous les flux à l'intérieur du système, exprimés en unités telles que tonnes km<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Cette somme est calculée comme la somme de quatre composantes des flux :

consommation totale  
 + total des exportations  
 + respiration totale  
+ total des flux vers le détrit  
 = transferts totaux au sein du système

Les transferts totaux représentent la taille d'un écosystème évaluée en termes de flux par Ulanowicz (1986). De fait, c'est un paramètre important pour la comparaison de plusieurs réseaux de flux (Paragraphe 15). La production totale est présentée indépendamment.

### *12.6.2 La production primaire totale*

Deux valeurs de la production primaire totale nette peuvent être présentées (Document 12.5). La première est la production primaire entrée par l'utilisateur (Paragraphe 9.3.3). La seconde, calculée par ECOPATH II, est la somme des productions de tous les groupes qui peut être assimilée à une production primaire. Comme énoncé plus haut, la différence entre ces deux estimations de la production primaire, si elle est positive, est considérée comme une importation vers le détrit. Un message d'information apparaîtra à l'écran mentionnant qu'il existe un apport, non considéré jusqu'alors, vers le détrit. Si la différence est négative, un message apparaîtra également. La valeur de la production primaire entrée originellement par l'opérateur est simplement abandonnée par la suite. Il faut alors revoir les estimations de la littérature ; en effet, la production primaire calculée ne devrait pas dépasser celle qui a été entrée, parce qu'estimée par ailleurs selon les méthodes usuelles en la matière. Les productions primaires sont un flux ; les unités sont celles évoquées au paragraphe 12.6.1.

### *12.6.3 Le rapport Production primaire totale/Respiration du système*

Ce rapport ( $P_pR$ ), que Odum (1971) considère important pour décrire la maturité d'un écosystème, est supérieur à 1 au début de l'évolution du système dans la mesure où à ce stade, la production est supérieure à la respiration. A l'inverse, dans un écosystème subissant une pollution organique, ce même rapport est normalement inférieur à 1. Finalement, pour un écosystème ayant atteint sa pleine maturité,  $P_pR$  sera proche de 1 : l'énergie qui y est fixée est égale à celle nécessaire à l'entretien.  $P_pR$ , qui est sans dimension, peut prendre toute valeur positive (Document 12.5).

### *12.6.4 Le rapport Production primaire/Biomasse du système*

Ce rapport ( $P_pB$ ) où B est la biomasse totale de tous les groupes composant l'écosystème est également une fonction de son état de maturité. Au début, dans un écosystème « jeune », la production dépassera la respiration (Paragraphe 12.6.3) ; en conséquence, il y aura accumulation de biomasse au cours du temps. Ainsi, le rapport  $P_pB$  tendra à diminuer. Le rapport  $P_pB$  du système entier se comporte comme le rapport  $P_pB$  pour chacun des groupes : il

a pour unité le temps<sup>-1</sup> et peut prendre n'importe quelle valeur positive (Document 12.5).

#### *12.6.5 Le rapport Biomasse/Transferts du système*

La biomasse totale d'un système reçoit l'énergie rendue disponible à travers les flux à l'intérieur de ce système. Cette biomasse est censée augmenter lors des premiers stades de maturité (Odum, 1971). Pour le calcul de ce rapport, dont l'unité est le temps<sup>-1</sup> et qui peut prendre toute valeur positive, on utilise les transferts totaux définis au paragraphe 12.6.1 ; ceci est cohérent avec ECOPATH II dans son ensemble (E.P. Odum utilisait la somme de la production primaire totale et de la respiration totale).

#### *12.6.6 La production nette du système*

La production nette (ou rendement) est la différence entre la production primaire et la respiration totale. Comme il a été suggéré au paragraphe 12.6.3, le rendement sera élevé au début de la vie d'un écosystème et tendra ensuite vers 0. En cas d'importations abondantes, le rendement peut être négatif. L'unité de mesure est celle des flux (Paragraphe 12.6.1).

#### *12.6.7 Le rapport Respiration/Biomasse du système*

Dans un écosystème, le rapport RB peut être assimilé à une grandeur d'ordre thermodynamique (Odum, 1971). Odum l'appelle le rapport de Schrödinger, du nom du physicien qui, le premier, a montré que les systèmes biologiques doivent continuellement pomper du « désordre » pour maintenir leur harmonie interne en présence de vibrations thermiques. Ainsi, plus la biomasse est élevée, plus les dépenses d'entretien sont importantes. La question de savoir si les systèmes biologiques (individus, écosystèmes complets) tendent ou non à maximiser le rapport RB au cours de leur évolution n'est pas encore élucidée. L'unité du rapport est an<sup>-1</sup> et il peut prendre toute valeur positive.

#### *12.6.8 Le rendement de la pêche*

La relation entre la production primaire et la productivité piscicole a été étudiée par de nombreux auteurs (voir la synthèse de Polovina et Marten, 1982). Pour encourager de possibles recherches comparatives dans ce domaine, nous avons inclus, dans ECOPATH II, le calcul du rendement des pêches exprimé par le rapport  $\Sigma C/P_p$  où  $\Sigma C$  est la somme de toutes les captures effectuées sur les différents groupes, et  $P_p$ , la production primaire totale (Document 12.5). Ce rapport peut prendre une très large gamme de valeurs dans différents écosystèmes. Les valeurs les plus élevées concernent des pêcheries s'exerçant intensivement sur des stocks des niveaux inférieurs de la chaîne trophique, et les valeurs les plus faibles concernent des écosystèmes sous exploités ou dans lesquels seuls les prédateurs de niveau trophique supérieur sont capturés, comme dans le cas des pêcheries océaniques de thons.



Les utilisateurs d'ECOPATH II sont encouragés à faire figurer ce rapport dans la description de leur écosystème pour permettre des comparaisons ultérieurement. Il s'agit d'un rapport entre deux flux ; il n'a donc pas d'unité. Ce rapport est, en outre, très largement inférieur à 1 (la valeur moyenne observée est de 0.0002).

#### 12.6.9 La biomasse totale du système et les captures

Ces variables désignent la somme des biomasses de tous les groupes dans les captures. Les unités sont respectivement : tonnes km<sup>-2</sup> et tonnes km<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> (Document 12.5).

La production d'un groupe est fonction de la taille de ses éléments et il a été démontré que l'inverse du rapport Production/Biomasse est une mesure de cette taille (Christensen et Pauly, 1992b). Comme nous supposons que cela s'applique au niveau de l'écosystème, nous proposons d'utiliser la notion de rapport Biomasse/Production (Document 12.5) comme indice de la taille moyenne des organismes dans un écosystème (Document 12.6). La taille moyenne d'un organisme sera fonction du type de croissance de l'écosystème, ces deux caractéristiques nous paraissant étroitement liées.

A la fin du programme ECOPAR.EXE, apparaît l'écran suivant :	
ECOPATH II	
PROCEDURE D'IMPRESSION Voulez-vous imprimer ?	
Appuyez sur	P <Print> pour obtenir une sortie sur imprimante N <Next> pour passer à l'écran suivant
Si l'on répond <P>, répondre P aux questions qui sont posées ensuite pour une impression complète des résultats avant sauvegarde.	

#### 12.6.10 L'indice de connexion

Pour un réseau alimentaire donné, cet indice (CI) est le rapport entre le nombre de liaisons trophiques existant entre groupes, et le nombre théorique possible de ces liaisons (Document 12.5). La consommation de détritus par les détritivores est incluse mais l'absorption, par le détritus, de matière venant des autres groupes, n'est pas comptabilisée.

Dans ECOPATH II, le nombre de liaisons possibles parmi N groupes est  $(N-1)^2$ .

Il a été observé que le nombre de liens réels dans un réseau trophique est, en gros, proportionnel au nombre de groupes présents (Nee, 1990). Par conséquent, on peut écrire :

**Document 12.6** Modèle de type tabulaire des successions écologiques. Evolution prévisible des écosystèmes (Odum, 1969). La dernière colonne donne le numéro du paragraphe où le concept est évoqué dans le présent manuel.

	Structure de l'écosystème	Stade de développement	Stade de maturité	Référence ECOPATH II
	<i>Données énergétiques</i>			
1.	Production/Respiration	> ou < 1	Proche de 1	12.6.3
2.	Biomasse/Unité de flux			
3.	Biomasse/Unité de flux énergétique			
4.	Production nette de la communauté			
5.	Chaînes trophiques	Linéaires, surtout à base de broutage	En réseau, surtout avec du détritux	12.6.10 et 12.6.11
	<i>Structure de la communauté</i>			
6.	Matière organique totale	Peu abondante	Abondante	12.6.9
7.	Eléments minéraux	Origine non biologi.	Origine biologique	
8.	Diversité des espèces (variétés)	Faible	Elevée	
9.	Diversité des espèces (équitabilité)	Faible	Elevée	
10.	Diversité biochimique	Faible	Elevée	
11.	Stratification et hétérogénéité spatiale	Peu organisée	Très organisée	
	<i>Biologie des organismes</i>			
12.	Niche écologique	Large	Etroite	12.5.6
13.	Taille des organismes	Petite	Grande	12.5.9
14.	Cycles vitaux	Courts, simples	Longs, complexes	12.6.9
	<i>Recyclage des éléments minéraux</i>			
15.	Cycles minéraux	Ouverts	Fermés	15.2
16.	Echanges d'éléments minéraux entre les organismes et le milieu	Rapides	Lents	
17.	Rôle du détritux dans la régénération des éléments minéraux	Faible	Important	15.3
	<i>Pression de sélection</i>			
18.	Type de croissance	Sélection de type r pour une croissance rapide	Sélection de type K pour un contrôle en retour	12.6.9
19.	Production	Quantité	Qualité	
	<i>Homéostasie globale</i>			
20.	Symbiose interne	Peu développée	Développée	
21.	Conservation des éléments minéraux	Faible	Bonne	15.2
22.	Stabilité (résistance aux perturbations externes)	Faible	Bonne	15.1 (coûts de fonctionnement) 12.6.7
23.	Entropie	Elevée	Faible	15.1 (ascendance)
24.	Information	Faible	Elevée	

$$CI \propto N/(N-1)^2 \approx 1/(N-1),$$

ce qui est assimilable à  $CI = 1/(N-1)$  et définit une relation hyperbolique. Odum (1971), pensant que la structure d'une chaîne alimentaire évoluait d'une forme linéaire à une forme en réseau au fur et à mesure de la maturation de l'écosystème en question, nous fait supposer que l'indice de connexion est lié à la maturité du système.

#### 12.6.11 L'indice d'omnivorie du système

Il s'agit d'un nouvel indice, défini comme la moyenne des indices d'omnivorie de chaque groupe pondérée par le logarithme de leur consommation de nourriture (rappelons que cette dernière est estimée par la biomasse multipliée par le rapport Consommation/Biomasse). Les logarithmes sont utilisés pour la pondération car nous pensons que les logarithmes des consommations de nourriture sont distribués normalement dans chaque écosystème, contrairement aux consommations elles-mêmes.

L'indice d'omnivorie d'un écosystème est une mesure de la distribution des interactions trophiques au sein de l'écosystème. L'idée de cet indice est inspirée des études réalisées sur les propriétés de l'indice de connexion, celui-ci dépendant fortement de la façon dont ont été définis les groupes. Dans un écosystème aquatique où pratiquement toutes les interactions entre groupes sont possibles à un stade de développement ou à un autre, la définition du groupe est en grande partie arbitraire et l'indice de connexion est proche de 1 dans la plupart des systèmes décrits jusqu'à présent. En outre, une proie comptera autant dans l'indice de connexion si elle constitue 1, 10 ou 90 % de la nourriture d'un prédateur. Ces inconvénients sont contournés en utilisant l'indice d'omnivorie qui montre à quel point un écosystème se comporte en fait comme un réseau trophique.

### 12.7 La répartition des mortalités

Il est possible d'imprimer un tableau décomposant, pour chaque groupe, la mortalité totale ( $Z = PB$ ) en mortalité par pêche (F), exportations autres que la pêche (E), prédation (M2), et autres causes de mortalité (maladies) (M0) (Document 12.7). La mortalité par prédation est, à son tour, répartie de façon à rendre compte de la contribution de chacun des consommateurs à la mortalité totale par prédation de chaque proie.

### 12.8 Les indices de sélection

L'indice de sélectivité d'Ivlev (1961) est l'un des plus utilisés pour exprimer la sélection des proies. Il s'écrit :

$$E_i = (r_i - P_i)/(r_i + P_i)$$

où  $r_i$  est l'abondance relative d'une proie dans l'alimentation du prédateur, et  $P_i$  est l'abondance relative de cette même proie dans l'écosystème.

## Document 12.7

MORTALITY COEFFICIENTS (per year )					
Group	Z	F	E	M0	M2
1. Apex predators	1.20	1.00	0.00	0.20	0.00
2. Epipelagic nek	2.00	0.00	0.00	0.12	1.88
3. Mesopelagics	0.60	0.00	0.00	0.09	0.51
4. Bathypelagics	0.10	0.00	0.00	0.04	0.06
5. Benthic fish	0.08	0.00	0.00	0.03	0.05
6. Benthos	0.10	0.00	0.00	0.04	0.06
7. Zooplankt.larg	0.50	0.00	0.00	0.12	0.38
8. Phytoplankton	100.00	0.00	0.00	149.53	250.46
9. MicroZooplankt.	-	-	-	-	-

MORTALITY COEFFICIENTS (per year )									
GROUP	M2 due to consumer								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Apex predators	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. Epipelagic nekt	1.13	-	0.75	-	-	-	-	-	-
3. Mesopelagics	0.04	0.18	0.29	-	-	-	-	-	-
4. Bathypelagics	-	-	-	0.06	-	-	-	-	-
5. Benthic fish	-	-	-	-	0.05	-	-	-	-
6. Benthos	-	-	-	0.00	0.04	0.02	-	-	-
7. Zooplankt.large	0.01	0.19	0.19	0.00	-	-	-	-	-
8. Phytoplankton	-	0.47	-	-	-	-	10.00	-	240.00
9. MicroZooplankt.	-	0.74	1.81	-	-	-	6.00	-	-

Press any key to continue ...

Z = PB = F + E + M0 + M2 = total mortality  
 F = fishing mortality; E = other exports coefficients  
 M0 = other mortality; M2 = predation mortality

Ce document apparaît à l'écran si l'on répond « Y » à la question :

Voulez-vous connaître les coefficients de mortalité ? (Y/N)

Coefficients de mortalité annuelle					
Groupe	Z	M	E	M0	M2
1. Prédateurs du sommet					
9. Microzooplancton					

Coefficients de mortalité annuelle									
Groupe	M2 dû au consommateur								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Prédateurs du sommet									
9. Microzooplancton									

Tapez une touche quelconque pour continuer...

Z = PB = F + E + M0 + M2 = Mortalité totale  
 F = Mortalité par pêche  
 E = Disparition due aux autres exportations  
 M0 = Mortalités diverses  
 M2 = Mortalité par prédation

Dans ECOPATH II,  $r_i$  et  $P_i$  se réfèrent à des biomasses et non à des nombres.  $E_i$  est calculé de telle sorte que la valeur -1 traduit l'évitement complet ; la valeur 0 représente une alimentation non sélective pour la proie étudiée, et la valeur 1 est obtenue si la proie (i) est la seule nourriture du prédateur.

L'indice d'Ivlev a été adopté ici (Document 12.8) car on le rencontre très souvent dans la littérature. Il présente cependant un inconvénient majeur qui limite sérieusement son utilité dans l'appréciation de la sélection, comme démontré par de nombreux auteurs (notamment Jacobs, 1974) : l'indice d'Ivlev n'est pas indépendant de la densité des proies.

#### Document 12.8

	(1) Composition de la ration	(2) Consommation de nourriture	(3) Indice d'Ivlev	(4) Rapport de broutage
<b>Prédateur : (1) Prédateurs du sommet</b>				
2. Nekton épipélagiques	0.750	0.56	0.944	0.990
3. Mésopélagiques	0.150	0.11	0.144	-0.488
7. Zooplancton	0.100	0.08	-0.624	-0.891
	<u>1.000</u>	<u>0.75</u>		
<b>Prédateur : (2) Epipélagiques</b>				
3. Mésopélagiques	0.100	0.47	-0.058	0.071
7. Zooplacton	0.400	1.86	-0.038	0.093
8. Phytoplancton	0.100	0.47	0.397	0.581
9. Microzooplancton	0.400	1.86	0.575	0.779
	<u>1.000</u>	<u>4.65</u>		

Une meilleure démarche consisterait éventuellement à employer le rapport standardisé de broutage<sup>a)</sup> proposé par Chesson (1983). Cet indice, indépendant de l'abondance de la proie, s'écrit :

$$S_i = (r_i/P_i)/(\sum_n r_n/P_n)$$

où  $r_i$  et  $P_i$  sont définis comme ci-dessus  
n est le nombre de groupes dans le système.

Originellement, ce rapport standardisé présentait des valeurs comprises entre 0 (évitement complet) et 1 (pour une alimentation exclusive sur la proie (i)).

a) Le terme anglais « Forage Ratio », très récent, est traduit ici par « rapport de broutage ». NdT.

Lors de son incorporation à ECOPATH II, cet indice a été transformé de façon à prendre toutes les valeurs possibles de -1 à +1. Les valeurs sont ainsi interprétées comme celles de l'indice d'Ivlev.

### **12.9 La sauvegarde des résultats**

Le dernier écran du programme de calcul des paramètres invite à la sauvegarde des résultats. Vous pouvez alors appuyer sur <F6> et sur la lettre du lecteur pour connaître la liste des fichiers qui se trouvent dans votre répertoire, et sauvegarder en donnant un nouveau nom au fichier de résultats ou en conservant le nom du fichier d'origine.

Le fichier d'origine lui-même restera intact et disponible pour une nouvelle analyse, car un fichier de résultats se voit attribuer, par le programme, le suffixe .RUN qui le différencie des fichiers originels (dont le suffixe est .EII).

## **13. REPRESENTATION GRAPHIQUE DES FLUX**

L'une des caractéristiques des modèles équilibrés d'écosystèmes est que tous les flux et biomasses peuvent être représentés sur un seul graphique. Certains y voient un très grand avantage ; d'autres, en raison de l'absence de la notion de temps et à cause de l'arrangement sous forme de boîtes et de flèches, ont la sensation que ces modèles ressemblent à des « cimetières ». Quoiqu'il en soit, les résultats doivent être présentés sous forme d'un graphique pour être interprétables.

### **13.1 L'approche empirique personnelle**

La version actuelle d'ECOPATH II n'offre pas de facilités graphiques permettant de dessiner des boîtes et les flux entre elles (nous le prévoyons pour la version 3.0). Cependant, plusieurs logiciels du commerce peuvent être utilisés à cet effet. Nous avons essayé deux systèmes : Schema II et OrCad, tous deux très utiles. Outre la simple exécution des graphiques, ces systèmes complexes peuvent détecter de possibles incohérences dans les connexions (ou flèches) entre les groupes. Ils exécutent des routines permettant de regrouper les flèches et effectuer d'autres tâches. Toutefois, ces logiciels ont été conçus pour des buts très éloignés des nôtres et leur emploi ne se justifie pas ici ; autant vouloir écraser une mouche avec un marteau pilon.

Une autre possibilité est l'emploi de logiciels conçus pour le tracé des organigrammes (pour les administrations) et des graphiques du même type. Le logiciel interactif EasyFlow en est un exemple. Leur emploi est facile mais leurs règles sont souvent très rigides ; ainsi, les flèches reliant les boîtes ne doivent pas se croiser et l'on ne pourra pas représenter des systèmes comportant des flux multiples.

Finalement, les programmes graphiques standard comme Harvard graphics, SlideWrite, Dr Halo ou Paintbrush peuvent vous aider. Nous avons utilisé avec succès le Quattro Pro de Borland qui offre de remarquables possibilités graphiques.

## 13.2 Règles et recommandations

La représentation traditionnelle des modèles d'écosystèmes équilibrés, qui consiste à éparpiller sur une feuille de papier des boîtes reliées par des flèches, utilise mal les possibilités descriptives et didactiques d'un graphique et ne permet pas de comparer les représentations de divers écosystèmes.

### 13.2.1 *L'emploi de l'axe des Y*

Souvent, lors de la représentation graphique des modèles trophiques, les organismes qui se trouvent en bas de la chaîne trophique sont placés sur la partie inférieure de la figure au même titre que les plantes, et ceux des niveaux supérieurs sont placés plus haut, les prédateurs se trouvant au sommet.

Nous suggérons de suivre cet usage de la façon suivante : l'axe des Y sera l'axe des niveaux trophiques. En conséquence, l'axe horizontal de symétrie de toute boîte représentant un groupe coupera l'axe des Y en un point d'ordonnée égale au niveau trophique calculé par ECOPATH II pour ce groupe (Document 13.1).

### 13.2.2 *L'emploi de l'axe des X*

L'axe des Y étant donc l'axe des niveaux trophiques, on définira la position relative des boîtes (ou groupes) en se référant en plus à l'axe des X et selon deux principes :

(1) Les boîtes seront placées de façon à ne jamais se chevaucher, même partiellement, et l'on recherchera une disposition qui rende esthétique l'ensemble du graphique, en veillant aux symétries par exemple.

(2) La disposition des boîtes devra éviter au maximum les croisements entre flèches destinées à représenter les flux. L'ensemble y gagnera en clarté.

Nous avons cherché à respecter ces deux principes pour réaliser le document 13.1. En outre, la surface des boîtes dessinées est proportionnelle au logarithme de la biomasse du groupe correspondant. Ceci est très utile pour vous aider à visualiser l'importance et les rôles relatifs des différents organismes, ce qui n'est pas possible avec des boîtes toutes de même taille ou dont les surfaces seraient proportionnelles aux biomasses elles-mêmes et non à leur logarithme.

Nous avons introduit un autre usage dans la construction des figures du document 13.1 : les flux entrant dans une boîte y pénètrent par le bas et ceux qui en sortent le font par le haut. Les flux entrant dans une boîte peuvent être combinés mais non les flux qui en sortent. En revanche, ceux-ci peuvent être regroupés avec les flux sortant d'autres boîtes, ce qui rend cette opération compatible avec les vérifications des circuits dans les logiciels de conception de composants électroniques. De plus, la représentation des flux est fortement simplifiée. Les cannibalismes (ou flux d'ordre 0) sont représentés par une flèche





formant un demi-cercle quittant la partie supérieure de la boîte et y entrant de nouveau par la partie inférieure.

En outre, nous avons renoncé à représenter les flux par des flèches de différentes épaisseurs (proportionnelles à l'importance du flux par exemple) pour éviter de surcharger inutilement les figures. Pour la même raison, il est préférable d'omettre les flux de moindre importance lorsqu'on représente des réseaux très compliqués.

## 14. CYCLES ET ITINERAIRES TROPHIQUES

Un programme inspiré d'un principe suggéré par Ulanowicz (1986) a été mis au point pour décrire les nombreux cycles et liaisons qu'implique le fonctionnement d'un écosystème.

### 14.1 Sélectionner un fichier

Comme pour les autres programmes, la sélection est proposée sur le premier écran (Document 14.0) : vous pouvez taper le nom du fichier désiré ou accepter par défaut celui proposé si vous travaillez déjà dessus. Vous pouvez obtenir la liste de vos fichiers comme déjà expliqué (Paragraphes 10.1 et 12.1). Vous ne pourrez choisir que des fichiers complets, c'est-à-dire, les fichiers pour lesquels tous les paramètres auront impérativement été calculés. Il s'agit des fichiers dont le nom est suivi du suffixe .RUN sauvegardés à la suite du calcul des paramètres (Paragraphes 12.9).

### 14.2 L'écran ou l'imprimante ?

Une fois que vous avez appelé votre fichier, vous êtes invité, sur l'écran suivant, à choisir de recevoir les résultats sur l'écran seul ou également sur l'imprimante. N'oubliez pas, dans ce cas, de brancher cette dernière.

#### Document 14.0

<i>Le premier écran apparaît comme ceci :</i>	
ECOPATH.II : Cycles et Itinéraires trophiques	
Entrez le nom du fichier. Précisez éventuellement l'unité : A ; B ; mais ne donnez pas de suffixe	
Les fichiers sont dans votre répertoire actuel Les fichiers doivent avoir le suffixe .RUN	[F3] Quitter [F6] Liste des fichiers
<i>Sur l'écran suivant, nous avons :</i>	
Sorties possibles : Imprimante <P> Ecran <S>	
Choisissez une option :	[F3] Quitter
<i>Si la réponse est &lt;S&gt;, on lit :</i>	
Sortie à l'écran	[F3] Quitter
Tapez une touche quelconque pour continuer...	

*Si la réponse est <P>, vous obtenez le même message que pour toutes les impressions de fichiers*

### 14.3 Le menu des cycles et itinéraires trophiques

Le nouvel écran (Document 14.1) vous propose six options : cinq appellent chacune un programme différent et la sixième propose de sortir. Les cinq premières options sont décrites ci-après.

Document 14.1

<b>ECOPATH II - ECOCYCLES</b>	
<b>C Y C L E S - M E N U</b>	
<ul style="list-style-type: none"> <li>&lt;1&gt; Print all pathways from primary producer(s) to a specific consumer</li> <li>&lt;2&gt; Print pathways from primary producer(s) to a consumer via a selected prey</li> <li>&lt;3&gt; Print pathways from a selected prey to all top predators</li> <li>&lt;4&gt; Print all cycles in the system</li> <li>&lt;5&gt; Total number and mean length of all pathways from primary producers</li> <li>&lt;6&gt; Quit ECOCYCLE</li> </ul>	
Select option	[F3]- quit

<b>ECOPATH II : Ecocycles</b>	
<b>MENU</b>	
<ul style="list-style-type: none"> <li>&lt;1&gt; Impression de tous les itinéraires trophiques des producteurs primaires à un consommateur choisi</li> <li>&lt;2&gt; Impression de tous les itinéraires trophiques des producteurs primaires à un consommateur donné, par l'intermédiaire d'une seule proie, elle-même choisie</li> <li>&lt;3&gt; Impression de tous les itinéraires trophiques d'une seule proie (choisie) à tous les prédateurs du sommet</li> <li>&lt;4&gt; Impression de tous les cycles de l'écosystème</li> <li>&lt;5&gt; Calcul du nombre total et de la longueur moyenne des itinéraires trophiques à partir des producteurs primaires</li> <li>&lt;6&gt; Quitter ECOCYCLE</li> </ul>	
Choisissez une option :	[F3] Quitter

#### 14.3.1 Des producteurs primaires au consommateur

Le premier programme donne toutes les liaisons ou « itinéraires trophiques » possibles entre les producteurs primaires et un consommateur que vous pourrez choisir à partir de la liste de tous les consommateurs du système (Document 14.2). Le programme recherchera, à travers les régimes alimentaires, toutes les liaisons entre les producteurs primaires et le consommateur étudié, et les énoncera à l'écran (Document 14.3). Un nouvel écran donnera ensuite le nombre total des liaisons et leur longueur moyenne (Document 14.4a) qui est le nombre des interactions trophiques divisé par le nombre de liaisons.

## Document 14.2

## ECOPATH II - Cycles and Pathways

## GROUP

1. Apex predators
2. Epipelagic nekt
3. Mesopelagics
4. Bathypelagics
5. Benthic fish
6. Benthos
7. Zooplankt. large
9. MicroZooplankt.

Enter consumer number :

## ECOPATH II : Cycles et itinéraires trophiques

1. Prédateurs du sommet
2. Nekton épipélagiques
3. Mésopélagiques
4. Bathypélagiques
5. Poissons benthiques
6. Benthos
7. Zooplancton
9. Microzooplancton

Entrez le numéro du consommateur choisi :

## Document 14.3

Pathways leading to apex predators ( 1 )  
(cycles are excluded)

1. 1 ← 2 ← 3 ← 7 ← 8
2. 1 ← 2 ← 3 ← 7 ← 9 ← 8
3. 1 ← 2 ← 3 ← 9 ← 8
4. 1 ← 2 ← 7 ← 8
5. 1 ← 2 ← 7 ← 9 ← 8
6. 1 ← 2 ← 8
7. 1 ← 2 ← 9 ← 8
8. 1 ← 3 ← 2 ← 7 ← 8
9. 1 ← 3 ← 2 ← 7 ← 9 ← 8
10. 1 ← 3 ← 2 ← 8
11. 1 ← 3 ← 2 ← 9 ← 8
12. 1 ← 3 ← 7 ← 8
13. 1 ← 3 ← 7 ← 9 ← 8
14. 1 ← 3 ← 9 ← 8
15. 1 ← 7 ← 8
16. 1 ← 7 ← 9 ← 8

Press any key to continue ...

Itinéraires trophiques conduisant au groupe Prédateurs du sommet (1)  
(les cycles sont exclus)

1. 1 ← 2 ← 3 ← 7 ← 8
16. 1 ← 7 ← 9 ← 8

Tapez une touche quelconque pour continuer...

## Document 14.4a

<b>ECOPATH II - Cycles and Pathways</b>	
<b>SUMMARY OF PATHWAYS:</b>	
Pathways leading to apex predators ( 1 )	
Total no. of pathways =	16
Mean length of pathways =	3.50
Mean length of pathways is calculated as total number of 'arrows' (see previous screen) divided by number of pathways.	
Press any key continue ...	[F3]- quit

<b>ECOPATH II : Cycles et Itinéraires trophiques</b>	
<b>Résumé</b>	
Itinéraires trophiques conduisant au groupe Prédateurs du sommet (1)	
Nombre total =	
Longueur moyenne =	
La longueur moyenne d'une liaison est obtenue en divisant le nombre de « flèches » (écran précédent) par le nombre d'itinéraires trophiques.	
Tapez une touche quelconque pour continuer...	[F3] Quitter

### 14.3.2 Des producteurs au consommateur par l'intermédiaire d'une proie donnée

Ce programme ressemble au précédent mais il faut spécifier le prédateur étudié et la proie par laquelle sont assurées les liaisons. Le résultat obtenu sera une liste des liaisons vers un prédateur déterminé par l'intermédiaire d'une seule de ses proies. Le nombre total de liaisons et leur longueur moyenne sont également donnés.

### 14.3.3 D'une proie à tous les prédateurs du sommet

Ici, on choisit une proie et le programme donnera toutes les liaisons vers les prédateurs de niveau trophique maximum. On obtient également le nombre des liaisons et leur longueur moyenne.

### 14.3.4 Tous les cycles

Le programme identifie tous les cycles et les présente par ordre ascendant, c'est-à-dire, en commençant par les cycles d'ordre 0 : les cannibalismes. Le nombre total et la longueur moyenne de ces cycles sont ensuite fournis.

### 14.3.5 Des producteurs à tous les prédateurs du sommet

Ce programme dénombre les liaisons entre les producteurs primaires et les prédateurs du sommet de la chaîne trophique. Ces liaisons ne seront pas automatiquement affichées à l'écran (pour cela, exécutez le premier programme de manière répétée). La longueur moyenne de toutes ces liaisons est aussi donnée. La longueur moyenne d'un itinéraire trophique est calculée comme le nombre des liaisons trophiques divisé par le nombre de ces itinéraires.

### 14.3.6 Pas de sauvegarde

Les résultats obtenus lors de l'étude des cycles et liaisons ne seront pas sauvegardés. En revanche, une fois qu'un programme a fonctionné, vous êtes reconduit au menu général du document 14.1. Vous pouvez sortir en appuyant sur <6> ou <F3>.

#### Document 14.4b

*Si vous choisissez les options 2, 3, 4 du menu ECOCYCLES (Document 14.4a), apparaîtront, le moment venu, les messages suivants :*

##### Option 2 :

Choisissez le numéro de la proie intermédiaire :  
et  
Itinéraires trophiques conduisant au groupe XXX par l'intermédiaire du groupe YYY

##### Option 3 :

Choisissez le numéro du groupe proie d'où l'on doit partir :  
et  
Itinéraires trophiques du groupe XXX à tous les prédateurs du sommet

##### Option 4 :

*Après la sélection de l'option numéro 4, l'écran suivant apparaît :*  
Impression de tous les cycles du système (ces cycles ne comprennent pas ceux où le détritus sert à l'alimentation)

## 15. LES INDICES DES FLUX DU RESEAU

ECOPATH II illustre les liens entre les concepts développés par les écologistes théoriques, notamment Ulanowicz (1986), et ceux utilisés par les biologistes des pêches et de l'aquaculture. Les paragraphes suivants présentent brièvement les concepts introduits

#### Document 15.0

*Le quatrième écran de la routine des Indices des flux du réseau vous donne le message suivant :*

##### ECOPATH II : Indices des flux du réseau

Les données statistiques qui suivent sont d'après les travaux de R.E. Ulanowicz et J.S. Norden (1990). L'indice de recyclage est celui de Finn (1980).

Consultez le manuel si besoin.

Tapez une touche quelconque pour continuer...

dans ECOPATH II. Nous n'en donnons pas une description complète mais les références sont citées au fur et à mesure de l'exposé.

### 15.1 L'ascendance

L'ascendance est une mesure de l'information mutuelle échangée au sein d'un écosystème. Elle est mesurée en termes de transferts totaux. Ces quantités sont dérivées de la théorie de l'information (Ulanowicz et Norden, 1990). Si l'on sait où se trouve une unité d'énergie, l'imprécision sur sa prochaine destination est réduite par ce qu'on appelle l'information moyenne mutuelle qui s'écrit :

$$I = \sum_{ij} f_{ij} Q_i \log(f_{ij} / \sum_k f_{kj} Q_k),$$

où en appelant  $T_{ij}$  une mesure du flux d'énergie de (j) à (i),  $f_{ij}$  est la fraction du flux total à partir de (j) représentée par  $T_{ij}$  ou

$$f_{ij} = T_{ij} / \sum_k T_{kj}.$$

$Q_i$  étant la probabilité que l'unité d'énergie évoquée plus haut passe par (i),  
ou

$$Q_i = \sum_k T_{ki} / \sum_{lm} T_{lm}.$$

$Q_i$  étant une probabilité et l'échelle en est, par multiplication par les transferts totaux du système, la variable  $T$  où

$$T = \sum_{ij} T_{ij}.$$

On définit  $A = T * I$

où  $A$  est appelé « ascendance ». Elle est symétrique en ce sens qu'elle aura la même valeur si on la calcule à partir des flux entrant ou sortant.

L'ascendance a une limite supérieure qu'on appelle la « capacité de développement »  $C$  qui s'écrit :

$$C = H * T,$$

où  $H$  est l'entropie statistique estimée par la formule :

$$H = - \sum_i Q_i \log Q_i.$$

La différence entre la capacité et l'ascendance est appelée le coût de fonctionnement du système. Ce dernier révèle les limites possibles d'accroissement de l'ascendance et reflète les réserves de force du système qui lui permettraient de faire face à des perturbations imprévues (Ulanowicz, 1986). Par exemple, la fraction de l'ascendance due aux importations,  $A_o$ , peut augmenter aux dépens du coût de fonctionnement lié à ces importations,  $Q_o$ . Ceci est possible en diminuant les importations ou en important seulement à partir de sources principales. La première solution risque d'entraîner la mort du système par famine. La seconde le rend très dépendant d'un petit nombre de sources possibles d'intrants. Ainsi, le système ne tire

aucun bénéfice d'une réduction de  $Q_0$  en dessous d'une valeur limite critique, qui lui est caractéristique (Ulanowicz et Norden, 1990).

L'ascendance, les coûts de fonctionnement et la capacité peuvent être répartis en contributions provenant des importations, des flux internes, des exportations et de la respiration. Ces contributions sont additives comme présenté sur le document 15.1a.

L'unité de ces diverses mesures est le « flowbit » car elles sont le produit de flux (en anglais « flows »), par exemple tonnes  $\text{km}^{-2} \text{an}^{-1}$ , par l'information qui leur est associée, elle-même mesurée en bits, l'information étant ici le degré d'imprécision associée à une décision de type binaire.

Les coûts de fonctionnement liés aux importations et aux flux internes (encore appelés redondances) doivent être considérés comme des mesures de la stabilité du système au sens de Odum (Document 12.6). Le rapport Ascendance/Transferts du système est une mesure de l'information telle que la conçoit Odum dans sa liste des caractéristiques des systèmes.

Document 15.1a

ECOPATH II - Network Flow Indices						
Source	Ascendency		Overhead		Capacity	
	Flowbits	x	Flowbits	x	Flowbits	x
Import	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Internal flow	442.3	17.6	1060.8	42.2	1503.2	59.0
Export	457.6	18.2	3.9	0.2	461.5	18.4
Respiration	283.8	11.3	263.9	10.5	547.6	21.0
<b>Totals</b>	<b>1183.7</b>	<b>47.1</b>	<b>1328.6</b>	<b>52.9</b>	<b>2512.3</b>	<b>100.0</b>
Total system thrupt	=		916	t/km <sup>2</sup> /year		
Information content	=		1.292	bits		
Thruput cycled (excl detritus)	=		1.0	t/km <sup>2</sup> /year		
Predatory cycling index	=		0.2	(x thrupt w/o detritus)		
Thruput cycled (incl detritus)	=		1.7	t/km <sup>2</sup> /year		
Finn's cycling index	=		0.2	(x of total thrupt)		
Finn's mean path length	=		2.29	(dimensionless)		
Finn's straight-thru path length	=		2.29	(w/o detritus)		
Finn's straight-thru path length	=		2.29	(w/ detritus)		

ECOPATH II : Indices des flux du réseau						
Ascendance		Coûts de fonctionnement			Capacité	
Origine	Flowbits	%	Flowbits	%	Flowbits	%
Importations						
Flux internes						
Exportations						
Respiration						
<b>Total</b>						
Transferts totaux	=			t/km <sup>2</sup> /an		
Information	=			bits		
Transferts par cycle (détritus exclus)	=			t/km <sup>2</sup> /an		
Indice de recyclage par prédation	=			% transferts par cycle		
Transferts par cycle (détritus compris)	=			t/km <sup>2</sup> /an		
Indice de recyclage de Finn	=			transferts totaux		
Longueur moyenne des liaisons selon Finn	=			sans dimension		
Longueur de la liaison directe selon Finn	=			(sans détritus)		
Longueur de la liaison directe selon Finn	=			(avec détritus)		

## 15.2 L'indice de recyclage

L'indice de recyclage est une proportion des transferts totaux qui sont recyclés (Document 15.1a). Il a été conçu par Finn (1976) et il est mesuré en pourcentage de transferts totaux. Originellement, il était destiné à quantifier l'un des 24 paramètres choisis par Odum (1969) pour exprimer la maturité des écosystèmes (Document 12.6). Cependant, son interprétation n'est pas aussi simple que ne le pensait E.P. Odum qui admettait que les recyclages de matières ou d'énergie augmentaient au fur et à mesure de la maturation des écosystèmes. Wulff et Ulanowicz (1989) ont montré que le contraire pouvait se produire. Un problème supplémentaire surgit du fait que la valeur de cet indice varie avec l'unité du modèle : les éléments minéraux sont davantage recyclés que les énergies et/ou les biomasses.

En plus de l'indice de recyclage de Finn, nous avons incorporé un indice légèrement modifié qui exclut les recyclages par le détritit et que nous appelons l'indice de recyclage par prédation.

## 15.3 Le regroupement trophique

En plus du programme, déjà évoqué, de calcul des niveaux trophiques sous forme de nombres décimaux, nous avons incorporé un programme qui répartit la totalité de l'écosystème en niveaux trophiques exprimés par des entiers comme proposé par Lindeman. Ce programme, inspiré d'une suggestion d'Ulanowicz (sous presse), consiste à exécuter le premier programme à l'envers. Ainsi, en prenant le même exemple qu'au paragraphe 12.5.5, si un groupe est herbivore à 40 % de sa nourriture et carnivore de premier ordre à 60 %, les fractions des flux allant vers ce

### Document 15.1b

ECOPATH II : Indices des flux du réseau
Souhaitez-vous procéder aux regroupements trophiques ?
Tapez <Y> pour Oui et <N> pour passer à l'écran suivant
<i>Si la réponse est &lt;Y&gt; (oui), on lit :</i>
La routine en cours d'exécution procède aux regroupements trophiques. La méthode est décrite dans :
Ulanowicz, R.E. 1992. Ecosystem trophic foundations: Lindeman Exonerata. In E.A. Halfon (éd) Theoretical systems ecology. Academic Press, New York.
Manuel ECOPATH II (version 2.1)
Attendez S.V.P.
<i>Puis :</i>
Programme de regroupement trophique
Ce programme regroupe l'écosystème en des niveaux trophiques qui sont uniquement des nombres entiers.
Attendez S.V.P.



groupe sont attribuées au niveau trophique herbivore et au niveau trophique des prédateurs de premier ordre (Document 15.2).

### Document 15.2

TROPHIC TRANSFORMATION MATRIX FOR FILE: e:ocean2							
No.	Group	Relative flows by trophic level					
		I	II	III	IV	V	VI
1	Apex predators	-	-	0.122	0.641	0.235	0.003
2	Epipelagic nek	-	0.109	0.609	0.278	0.004	-
3	Mesopelagics	-	-	0.824	0.176	-	-
4	Bathypelagics	-	0.706	0.153	0.141	-	-
5	Benthic fish	-	0.529	0.471	-	-	-
6	Benthos	-	1.000	-	-	-	-
7	Zooplank. larg	-	0.400	0.600	-	-	-
8	Phytoplankton	1.000	-	-	-	-	-
9	Microzooplankt	-	1.000	-	-	-	-
10	Detritus	1.000	-	-	-	-	-

Transformation des flux trophiques pour le fichier : e:ocean2						
Groupe	Importance relative des flux par niveau trophique					
	I	II	III	IV	V	VI
1.	Prédateurs du sommet					
2.	Nécton épipélagiques					
3.	Mésopélagiques					
4.	Bathypélagiques					
5.	Poissons benthiques					
6.	Benthos					
7.	Zooplankton					
8.	Phytoplankton					
9.	Microzooplankton					
10.	Détritus					

Il est ensuite demandé si l'on désire imprimer ce tableau <P> ou passer à l'écran suivant <N>.

Les résultats de ces analyses sont présentés dans quatre tableaux (Document 15.3) où les importations (au niveau trophique I seulement), les consommations totales par prédation, les exportations, les flux vers le détritisme, la respiration et les transferts totaux sont donnés par niveau trophique. Les transferts totaux sont la somme des flux figurant dans les autres colonnes.

Le premier tableau donne les flux en provenance des producteurs primaires ; le second résume les flux venant du détritisme ; et le troisième donne la somme totale des flux pour l'écosystème dans son ensemble.

Le tableau présentant le rendement des transferts peut servir à réaliser une figure représentant les flux sous forme de pyramide (Document 15.4a). Le schéma habituel à deux dimensions de Lindeman comporte des rectangles disposés les uns au-dessus des autres. Nous proposons de le remplacer par une pyramide à trois dimensions.

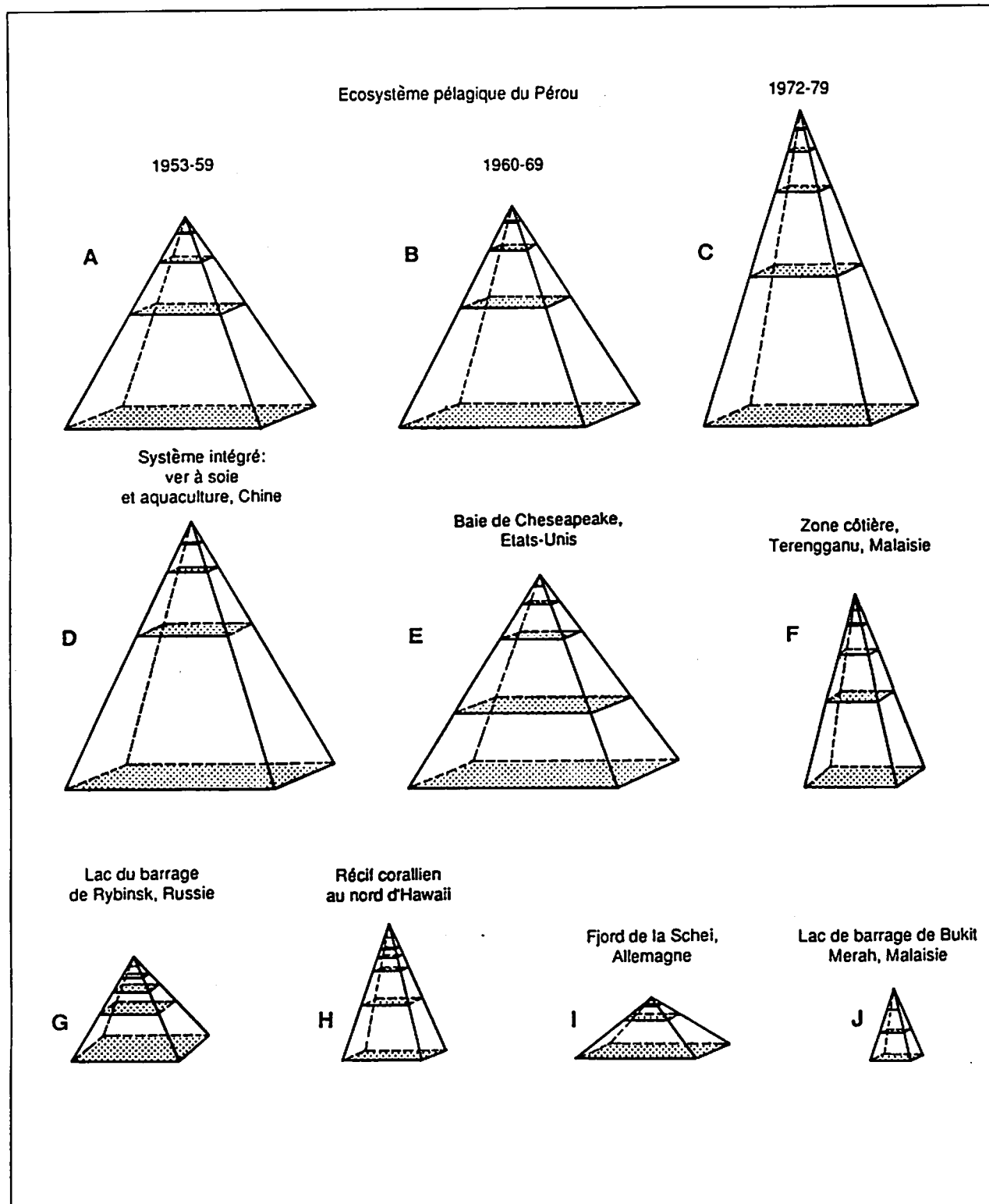
## Document 15.3

FLOWS ORIGINATING FROM THE PRIMARY PRODUCERS							
TROPHIC LEVEL	IMPORT	CONSUMED BY PREDAT.	EXPORT	FLOW TO DETRITUS	RESPIRATION	THROUGH-PUT	
I	0.000	250.465	0.000	149.535	0.000	400.000	
II		22.974	0.000	79.195	148.296	250.465	
III		2.801	0.006	5.760	14.407	22.974	
IV		0.192	0.032	0.685	1.892	2.801	
V		0.002	0.012	0.041	0.137	0.192	
VI		0.000	0.000	0.000	0.001	0.002	
VII		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
FLOWS ORIGINATING FROM THE DETRITUS							
I	0.000	2.107	233.866	0.000	0.000	235.973	
II		0.180	0.000	0.693	1.234	2.107	
III		0.000	0.000	0.064	0.117	0.180	
IV		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
V		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
VI		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
VII		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
VIII		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
FLOWS ALL COMBINED							
TROPHIC LEVEL	IMPORT	CONSUMED BY PREDAT.	EXPORT	FLOW TO DETRITUS	RESPIRATION	THROUGH-PUT	
I	0.000	252.572	233.866	149.535	0.000	635.973	
II		23.154	0.000	79.888	149.530	252.572	
III		2.801	0.006	5.824	14.523	23.154	
IV		0.192	0.032	0.685	1.892	2.801	
V		0.002	0.012	0.041	0.137	0.192	
VI		0.000	0.000	0.000	0.001	0.002	
VII		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
Sum						914.695	
Amount extracted to break cycles						1.677	
Total throughput						916.371	
TRANSFER EFFICIENCIES (%) BY TROPHIC LEVEL							
SOURCE	I	II	III	IV	V	VI	VII
Producers	-	9.2	12.2	8.0	7.2	6.7	
Detritus	-	8.6					
All flows	-	9.2	12.1	8.0	7.2	6.7	
Proportion of total flow originating from detritus: 0.26							

## Document 15.3 (suite)

Flux en provenance des producteurs primaires						
Niveaux trophiques	Importations	Consommé par prédation	Exportations	Flux vers le détrit	Respiration	Transferts
I						
VII						
Flux en provenance du détrit						
I						
VIII						
Tous flux regroupés						
Niveaux trophiques	Importations	Consommé par prédation	Exportations	Flux vers le détrit	Respiration	Transferts
I						
VII						
Total						
Flux extrait des cycles						
Transferts totaux						
Rendements des transferts (%) par niveau trophique						
Origine	I	II	III	IV	V	VI VII
Producteurs						
Détrit						
Tous flux						
Proportion totale des flux provenant du détrit :						
<i>Sur l'imprimante apparaît le message suivant :</i>						
Les niveaux trophiques mentionnés ici sont des nombres entiers. Au sein de l'écosystème, chaque groupe peut agir comme prédateur sur différents niveaux trophiques. Les transferts et les flux en provenance du détrit sont égaux au flux total vers le détrit, et peut dépasser la somme de tous les flux quittant le détrit. La notion de rendement du détrit n'existe pas car le détrit n'est pas constitué d'organismes vivants.						

La pyramide peut être dessinée de sorte que le volume des compartiments représentant chaque niveau trophique soit proportionnel aux transferts totaux à ce niveau. En outre, il s'est révélé utile, à des fins de comparaisons, que l'angle au sommet soit inversement proportionnel à la moyenne géométrique des coefficients nets de transformation d'un niveau à l'autre, c'est-à-dire, à l'efficacité moyenne du système (Document 15.4a).



**Document 15.4a** Comparaison de pyramides trophiques montrant les flux dans 11 écosystèmes. Le volume de chaque niveau trophique est proportionnel au transfert total à ce niveau. L'angle au sommet est inversement proportionnel à l'efficacité moyenne du système. Le compartiment du bas représente, dans tous les cas, les herbivores (niveau trophique II). remarquez particulièrement les changements de la forme de la pyramide représentant le système péruvien avant et après l'effondrement des pêcheries d'anchois (1971/72) et la similarité du système pélagique du Pérou avec les systèmes en D et E. Sources des modèles ou des données utilisées pour construire les modèles A : Jarre et coll. (1991) ; B, C : Fig. 10 ; D : Ruddle et Christensen (1990) ; Baird et Ulanowicz (1989) ; F : Chan et Llew (1986) ; G : Sorokin (1979) ; H : Polovina (1984) ; I : Fig. 13 ; J : Yap (1983).

D'après les tableaux évoqués ci-dessus, le rendement des transferts entre niveaux trophiques se calcule comme le rapport entre la somme des exportations et du flux transféré d'un niveau trophique au suivant, et les transferts à ce niveau trophique. C'est ce qui est présenté sur le quatrième tableau où figurent les coefficients de transformation par niveau trophique (Document 15.3). La notion de coefficient de transformation ne s'applique pas au détritus car il n'est pas composé d'êtres vivants. Les coefficients de transformation ne sont donc donnés ni pour le détritus ni pour le niveau trophique I.

De plus, nous indiquons le rapport entre le flux total quittant le détritus et le même flux total issu de l'ensemble « détritus + producteurs primaires ». Ce rapport, qui est un indice traduisant l'importance du détritus dans un écosystème, est aussi une expression quantitative d'un des critères de maturité des écosystèmes envisagés par Odum (1969) (Document 12.6). Cet indice est complémentaire de la proportion du flux total provenant des producteurs primaires.

#### 15.4 Les impacts trophiques combinés

Leontief (1951) a développé une méthode pour mettre en évidence les influences directes ou non de certains facteurs sur l'économie américaine, utilisant ce qu'on appelle depuis la matrice de Leontief. L'emploi de cette matrice en écologie a été introduit par Hannon (1973) et par Hannon et Joiris (1989). Cette méthode permet d'étudier les effets des variations de biomasses d'un groupe sur les biomasses des autres groupes d'un écosystème. Ulanowicz et Puccia (1990) ont développé une méthode similaire qui a été programmée dans ECOPATH II. Le document 15.5 donne un exemple d'impacts trophiques combinés observables dans les eaux libres de la mer de Chine méridionale.

Sur le document 15.5, le groupe dont l'impact direct ou indirect est étudié, figure sur la gauche de l'histogramme. Un accroissement de la biomasse des autres groupes (indiqués au-dessus des histogrammes) est représenté par des rectangles dessinés au-dessus de la ligne horizontale, et une diminution de biomasse de ces mêmes groupes est figurée par les rectangles tracés en dessous de cette même ligne. Les variations de biomasses ne peuvent être interprétées dans l'absolu ; cependant, les impacts, c'est-à-dire, les effets relatifs, sont comparables entre groupes.

Par exemple, une augmentation de la biomasse des prédateurs du sommet (Document 15.5) aura un impact négatif sur leur proie préférée et un impact positif sur les proies de celle-ci : le zooplancton de grande taille. L'impact sur le zooplancton plus petit est positif même si le grand zooplancton s'en nourrit. Ceci est dû à l'abaissement de la pression de prédation sur les épipélagiques (ils subissent une prédation plus forte), et a pour effet d'annuler l'impact direct.

Une augmentation de la biomasse de phytoplancton contribue à augmenter la biomasse de tous les groupes, surtout le microzooplancton et le zooplancton. En revanche, l'influence, sur tous les groupes, des pélagiques de fond est négligeable. Ceci n'est pas surprenant car ces pélagiques de fond sont en trop petite quantité pour avoir une réelle importance dans le système.

## Document 15.4b

Les écrans suivants concernent les impacts trophiques combinés :

Désirez-vous étudier les impacts trophiques combinés ?

Tapez <Y> pour « Oui » ou <N> pour passer à l'écran suivant.

Si la réponse est <Y>, on lit :

La matrice des impacts trophiques combinés a été calculée.

Désirez-vous une représentation graphique des impacts ?

Vous pourrez choisir un groupe et voir l'influence d'une augmentation de sa biomasse sur les autres groupes.

Tapez <Y> pour les graphiques ou <N> pour passer à l'écran suivant.

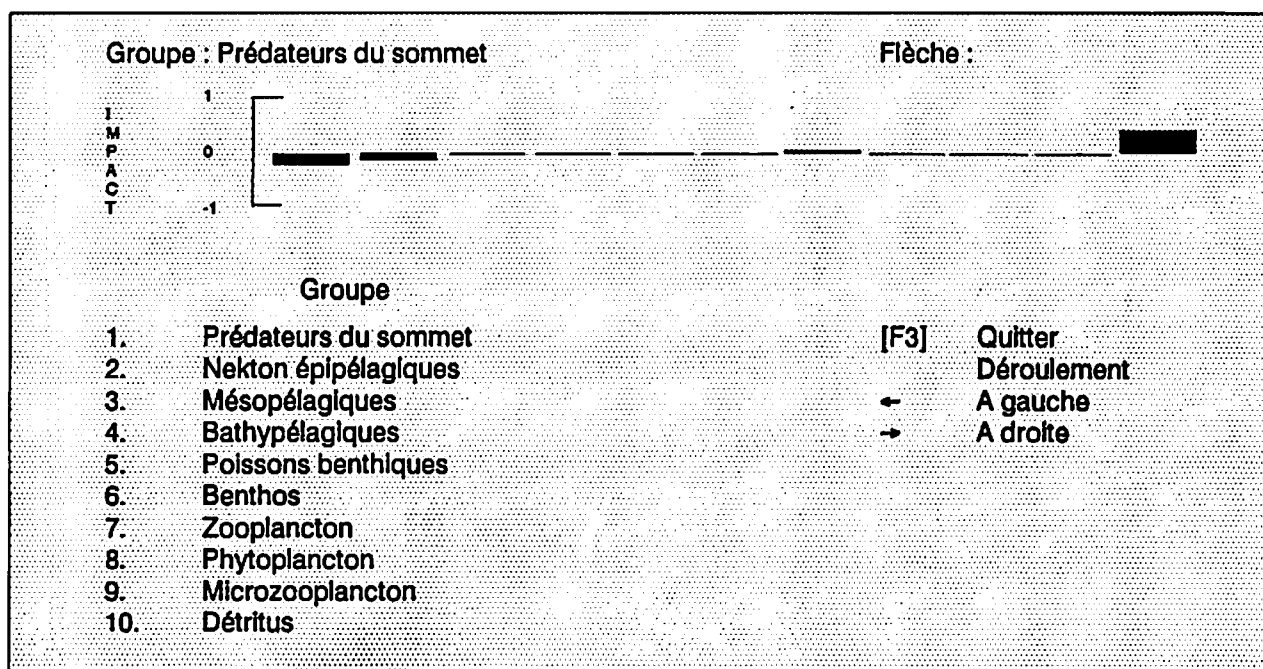
Si la réponse est <Y>, le message suivant apparaît :

Choisissez :

<1> 1 carte graphique CGANVA

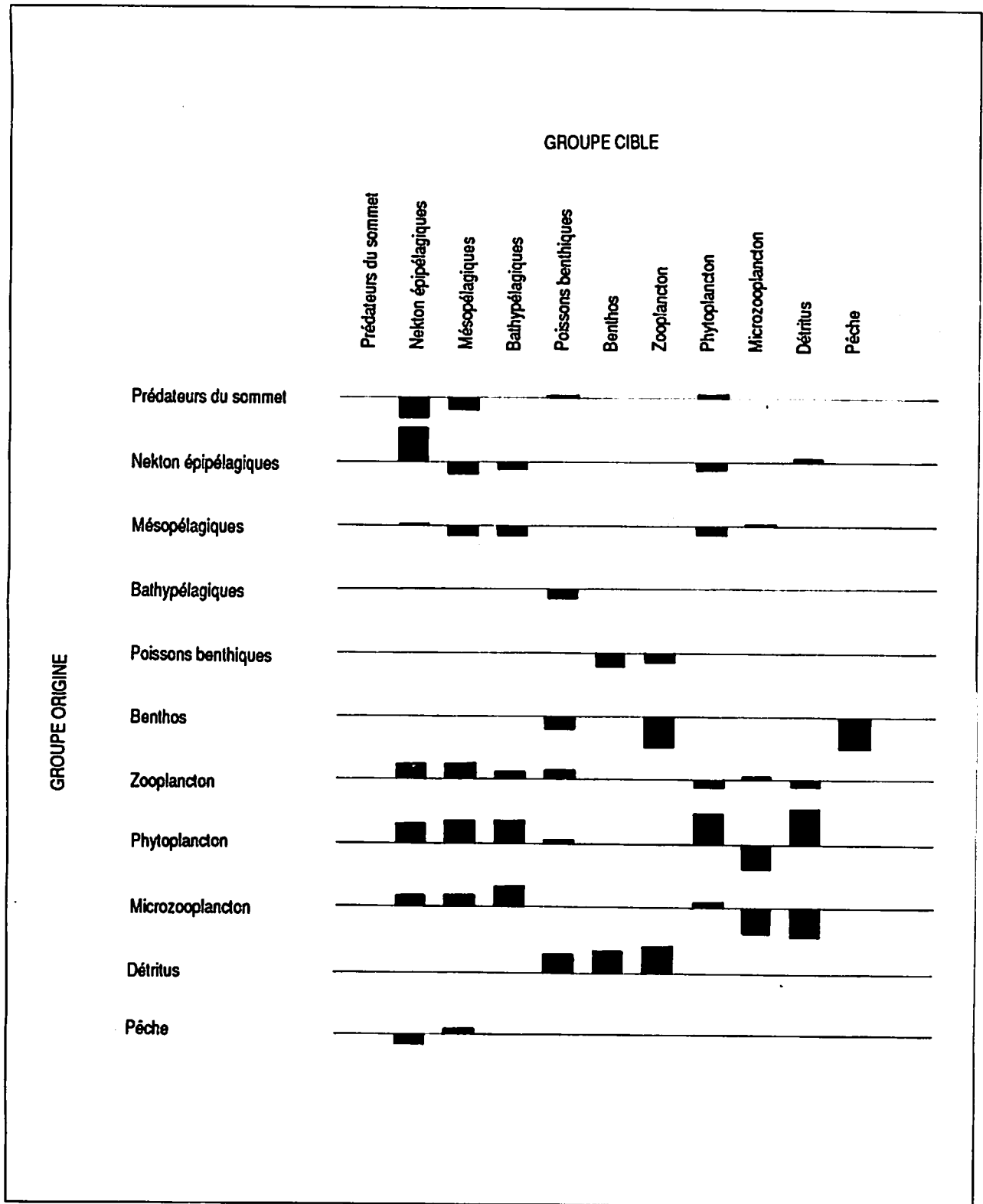
<3> Pas de carte graphique

Actuellement, ce programme ne fonctionne qu'avec une carte CGANVA. Puis,



Sur l'écran suivant, on lit :

Programme d'impression	
Voulez-vous imprimer la matrice des impacts trophiques combinés ?	
Appuyez sur	<P> pour l'imprimante
	<S> pour l'écran
	<N> pour continuer le programme



**Document 15.5** Impacts trophiques combinés dans un écosystème océanique des eaux libres de la mer de Chine méridionale (Pauly et Christensen, 1992a). Il s'agit ici des impacts qu'aurait sur tous les groupes une augmentation de biomasse du groupe mentionné à gauche. Les impacts positifs sont figurés au-dessus de la ligne horizontale et les impacts négatifs en dessous. Les impacts sont relatifs mais comparables entre groupes.

Pour la plupart des groupes, une augmentation de biomasse a un effet négatif sur le groupe lui-même en raison de l'augmentation de la compétition intra-spécifique pour la ressource. Toutefois, le cannibalisme au sein d'un groupe échappe à cette règle car un accroissement de sa propre biomasse pourra avoir un effet positif.

Les analyses d'impacts combinés peuvent aussi être assimilées à une forme simple d'étude de sensibilité (Majkowski, 1982). Dans ce cas, on peut conclure que l'effet des bathypélagiques sur tout autre groupe est négligeable. Cela montre qu'il n'est pas nécessaire de développer d'importantes recherches démographiques sur ce groupe mais de faire porter l'effort sur les autres.

De même, on peut conclure que les estimations de production du zooplancton de grande taille seront sensibles aux variations des estimations de la production du phytoplancton, du microzooplancton, et, à un moindre degré, des prédateurs de haut niveau trophique. En outre, ces mêmes estimations sont sensibles aux variations de la consommation totale (soit par des changements de QB soit par ceux de la biomasse) des mésopélagiques et des épipélagiques.

Ce programme d'étude des impacts combinés permet donc de connaître l'influence possible d'interactions directes ou indirectes (y compris les compétitions) sur un système en équilibre. En revanche, il ne permet pas la prédiction à long terme.

#### *15.4.1 Représentation graphique*

Un programme simple, utilisable avec des cartes graphiques VGA/CGA, permet de représenter, sous forme graphique, l'impact trophique combiné d'une variation de biomasse d'un seul groupe. Ce programme ne peut fonctionner qu'après l'exécution des calculs. Il ne produit pas de sortie sur imprimante des graphiques obtenus.

#### *15.4.2 Impression des résultats*

Il est possible d'imprimer les résultats de l'analyse des impacts combinés ; on obtient un tableau de nombres positifs et négatifs qui permettent des comparaisons entre groupes (Document 15.6a). Le nombre lui-même ne peut être interprété dans l'absolu. Toutefois, leur représentation graphique (Document 15.5) permet des considérations qualitatives comme exposé ci-dessus.

### **15.5 La sauvegarde des résultats**

Certains des résultats de l'analyse des réseaux de flux peuvent être sauvegardés sur le dernier écran. Les autres résultats seront recalculés dans les différents programmes en cas de besoin. Les fichiers de sauvegarde se voient attribuer automatiquement le suffixe .RUN par le programme.

## **16. L'AGREGATION (REGROUPEMENT) DES GROUPES**

L'ascendance et plusieurs autres caractéristiques d'un écosystème dépendent du nombre de groupes inclus dans la description de l'écosystème. Ulanowicz (1986) suggère



une méthode pour l'agrégation des groupes par étapes successives en associant des paires de telle façon que la diminution de l'ascendance soit minimale. Nous avons inclus dans ECOPATH II un programme inspiré de cette suggestion. Ce programme ne peut fonctionner qu'après exécution du programme d'étude des flux du réseau.

## Document 15.6a

MATRIX OF MIXED TROPHIC IMPACTS										
IMPACTING GROUPS	IMPACTED GROUPS									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1. APEX PREDATORS	-.31	-.19	0.00	0.01	-.00	-.00	0.03	0.00	-.00	-.00
2. EPIPELAGIC NEKT	0.47	-.18	-.11	-.02	0.00	0.00	-.13	-.00	0.01	0.00
3. MESOPELAGICS	0.01	-.14	-.15	-.02	0.00	0.00	-.14	0.01	-.01	0.00
4. BATHYPELAGICS	-.00	-.00	-.00	-.16	-.00	-.00	-.00	-.00	0.00	-.00
5. BENTHIC FISH	-.00	-.00	-.00	0.01	-.18	-.12	-.00	-.00	0.00	0.03
6. BENTHOS	0.00	0.00	0.00	-.22	-.00	-.48	0.00	0.00	-.00	-.47
7. ZOOPLANKT.LARGE	0.23	0.24	0.11	0.15	-.00	-.00	-.11	0.04	-.10	-.00
8. PHYTOPLANKTON	0.29	0.35	0.35	0.00	-.00	-.00	0.46	-.35	0.56	-.00
9. MICROZOOPLANKT.	0.16	0.18	0.32	0.02	-.00	-.00	0.12	-.36	-.40	-.00
10. DETRITUS	-.00	-.00	-.00	0.31	0.36	0.44	-.00	-.00	0.00	0.00
11. FISHERY	-.17	0.05	-.00	-.00	0.00	0.00	-.01	-.00	0.00	0.00

Press any key to continue ...

Matrice des impacts trophiques combinés	
Groupe origine	Groupe cible
1. Prédateurs du sommet	
2. Nekton épipélagiques	
3. Mésopélagiques	
4. Bathypélagiques	
5. Poissons benthiques	
6. Benthos	
7. Zooplancton	
8. Phytoplancton	
9. Microzooplancton	
10. Détritrus	
11. Pêche	

Tapez une touche quelconque pour continuer...

### 16.1 Sélectionner un fichier

Les fichiers nécessaires à l'agrégation ont le suffixe .RUN ; toutefois, celui-ci ne doit pas être tapé lorsque vous entrez le nom du fichier choisi. Les procédures sont décrites au paragraphe 14.1.

### 16.2 L'agrégation des groupes choisis

Sur le second écran, il vous est demandé si vous voulez choisir vous-même les groupes à rassembler. Répondez <Y> pour « Oui » et <N> ou <RETOUR> pour « Non ». Si votre réponse est « Oui », un nouvel écran vous présentera la liste

des groupes de l'écosystème choisi. Vous entrez alors les numéros des deux groupes souhaités. Le programme calcule ensuite lui-même les nouvelles biomasses pondérées, les productions, les consommations, les niveaux trophiques, etc. Il recompose également la matrice des régimes alimentaires en conséquence. Le nouveau groupe reçoit un nom. Si vous aviez, à l'origine, 20 groupes, le nom « Agreg.19 » désigne le groupe où sont rassemblés les deux groupes précédemment choisis par vos soins ; il ne vous reste en effet que 19 groupes.

#### Document 15.5b

Voulez-vous choisir vous-même les groupes à assembler : < Y/N >

##### A) Réponse « OUI »

Entrez le numéro du premier groupe :

Entrez le numéro du second groupe :

Puis :

Voulez-vous constituer une seconde paire de groupes ?

Sinon, un nouveau fichier sera créé sous un nouveau nom  
Vous pourrez le corriger à l'aide du programme ECOEDIT.EXE.

Si votre réponse est « NON », l'écran devient :

<b>ECOPATH II : Sauvegarde des données</b>	
Pour sauvegarder votre fichier, donnez lui un nom :	
Ce nom doit être différent de celui du fichier originel. Ne donnez pas de suffixe. Les corrections éventuelles pourront être faites avec le programme de correction ECOEDIT.EXE.	
N'entrez que des lettres et/ou des chiffres	[F3] Quitter
<b>B) Réponse NON :</b>	
<b>ECOPATH II : Regroupements, agrégation</b>	
Processus de regroupements d'après l'ascendance	
Nombre originel de groupes :	
Avec combien de groupes voulez-vous terminer ?	

Ensuite, il vous est demandé si vous souhaitez opérer un nouveau regroupement ; si votre réponse est « Oui », l'ensemble du processus sera répété. Si vous répondez « Non », vous serez invité à sauvegarder le nouveau fichier incluant les regroupements en lui donnant un nouveau nom. Le nouveau fichier pourra être employé avec les programmes ECOEDIT puis ECOPAR.



Ensuite, vous devrez choisir de recevoir les résultats sur une imprimante ou sur l'écran et indiquer jusqu'à combien de groupes vous voulez réduire le système. Sur l'imprimante, le programme copiera une liste des groupes, des transferts totaux les concernant, de leurs niveaux trophiques dans l'écosystème originel. La liste est donnée par niveau trophique décroissant, ce qui facilite ensuite la représentation graphique des flux dans l'écosystème.

La façon dont sont opérés les appariements de groupes est illustrée sur le document 16.1. Le schéma en haut à droite montre que l'ascendance diminue sensiblement lorsque le système est réduit à six groupes ou moins. En outre, l'appariement de deux groupes est fortement conditionné par leurs niveaux trophiques respectifs, même si la différence maximale de niveaux trophiques autorisée est 6 (voir plus haut). La figure ressemble beaucoup aux graphiques que l'on obtient à la suite d'analyses multidimensionnelles mais cela est une pure coïncidence. Le niveau trophique n'a pas été la variable indépendante dans la réalisation de ce graphique.

Les deux principales caractéristiques du processus d'agrégation, savoir :

- (1) que l'ascendance ne diminue sensiblement que si le système est réduit à quelques groupes, et
- (2) que les regroupements concernent d'abord des groupes de niveaux trophiques très proches,

se sont avérées pour plus de 30 écosystèmes étudiés indépendamment les uns des autres avec ECOPATH II par plusieurs auteurs (Christensen et Pauly, 1992). Nos observations confirment celles d'Ulanowicz (1986) sur la rivière Crystal en Floride (Etats-Unis), selon lesquelles l'appariement des groupes procède de la même manière que le choix personnel par intuition.

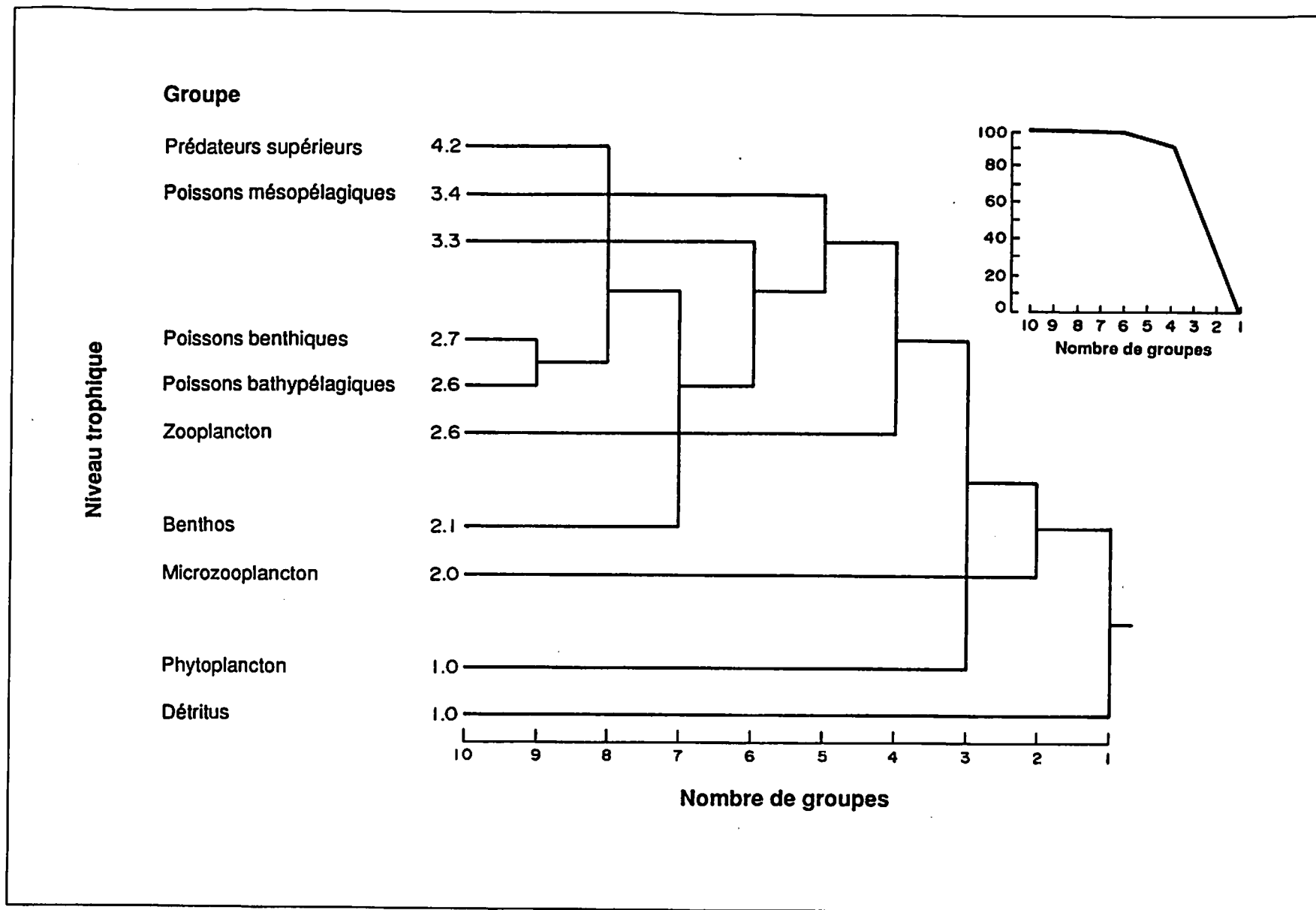
#### **16.4 Sauvegarder et utiliser le nouveau fichier**

Le fichier constitué à l'issue d'un travail d'agrégation devrait être sauvegardé. Pour cela, il faudra lui donner un nouveau nom. Il recevra automatiquement le suffixe .EII qui le rend utilisable avec le programme de correction des données (ECOEDIT.EXE) et le programme de calcul des paramètres (ECOPAR.EXE) décrit au paragraphe 12. Ne donnez en aucun cas le suffixe vous-même, ce qui causerait des erreurs.

### **17. L'EXPORTATION DES FICHIERS SOUS D'AUTRES FORMATS**

ECOPATH II comporte un programme permettant de transférer les fichiers .RUN dans un format qui peut être lu par la plupart des tableurs du commerce. Vous appelez le fichier (Paragraphe 10.1). La transformation est ensuite effectuée sans votre intervention, tout comme la sauvegarde. Le suffixe attribué est alors .PRN.

Pour utiliser un tel fichier, il faut sortir d'ECOPATH II et appeler votre tableur. Sur LOTUS 123, appelez le menu puis sélectionnez les commandes <Fichier> ,



**Document 16.1** Le graphique principal montre les regroupements successifs par deux qui ont, à chaque fois, permis de minimiser la diminution de l'ascendance. Les groupes de mêmes niveaux trophiques ont été appariés en premier. Le dessin en haut à droite montre le déclin de l'ascendance en fonction du nombre de groupes restant après les agrégations successives.

< Importation > , < Numéros > . Sur Quattro Pro, sélectionnez les commandes < Importation > et < Guillemets et virgules > .

## 18. LE PONT SCOR/ECOPATH

Un programme permet d'importer dans ECOPATH des fichiers du format employé par les écologistes théoriques associés au groupe de travail 59/73 du Comité scientifique pour les recherches océaniques (SCOR) et de la Commission océanographique intergouvernementale (COI). Le même programme permet d'entrer dans ECOPATH II des fichiers du SCOR (voir Platt et coll., 1981 ; Ulanowicz et Platt, 1985).

Cette possibilité de passage SCOR/ECOPATH est obtenue en appuyant sur < S > sur le menu principal. Précisez ensuite dans quel sens doit s'effectuer le transfert puis

### Document 15.6c

Ecopath II : Exportations des fichiers	
Ce programme va convertir votre fichier (et tous les paramètres calculés) dans un format qui le rend lisible par la plupart des tableurs classiques.	
Frappez une touche quelconque pour continuer...	[F3] Quitter
Ecran suivant :	
Conversion du fichier en cours	
Ecran suivant :	
Pour utiliser votre fichier transformé ( .PRN) quittez ECOPATH et appelez le logiciel souhaité. Avec LOTUS 123, appelez le menu et choisissez la commande FICHER - IMPORTATION - NUMEROS. Avec QUATTRO-PRO, choisissez IMPORTATION puis GUILLEMETS & VIRGULES.	
Tapez une touche quelconque pour continuer...	
ECOSCOR.EXE	
ECOPATH II : Transferts de fichier de et vers le format SCOR	
MENU PRINCIPAL	
< 1 > pour transformer un fichier ECOPATH en un fichier SCOR	
< 2 > pour donner à un fichier SCOR le format ECOPATH	
« SCOR » fait ici référence au Groupe de travail 59/73 du Comité scientifique pour les recherches océaniques de la Commission internationale océanographique.	
Le programme d'exportation convertit un fichier ECOPATH.RUN en un fichier SCOR.SCO. Inversement, vous transformerez un fichier SCOR.SCO en un fichier ECOPATH.EII.	Choisissez < 1 > ou < 2 >
Puis le message suivant apparaît :	
Entrez un fichier avec le suffixe .RUN Entrez éventuellement l'unité : A : ; B : ; mais ne donnez pas de suffixe	
Conversion du fichier :	en cours

entrez le nom du fichier à traiter. Les fichiers d'ECOPATH sont ceux ayant le suffixe .RUN. Les fichiers du SCOR ont le suffixe .SCO par convention avec cet organisme.

Le programme effectuera la transformation demandée et la sauvegarde avec le suffixe approprié sans autre intervention de votre part. Vous pourrez employer le fichier ainsi aménagé avec ECOPATH s'il venait du système SCOR et réciproquement avec le logiciel SCOR s'il venait d'ECOPATH.

Ce programme, qui est une sorte de pont entre ECOPATH II et le système du SCOR, s'appelle ECOSCOR.EXE.

Dans un fichier SCOR, tous les flux issus des différents groupes et à destination du détritit sont regroupés quelque soit leur origine (nourriture non digérée et/ou organismes morts). C'est pourquoi le rendement écotrophique est fixé à 1 lorsqu'un fichier SCOR est transposé dans le format ECOPATH. En clair, il est admis que tous les flux vers le détritit sont dus à de la nourriture non consommée. Vous avez, le cas échéant, la possibilité de corriger cela à l'aide du programme ECOEDIT.EXE. Le pont n'est généralement pas réversible ; vous ne pourrez pas passer d'un format à un autre puis revenir au premier.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier chaleureusement les personnes et les institutions suivantes pour toute l'aide qu'elles ont apportée :

Mina Soriano a écrit la première version d'ECOPATH II (non diffusée) lorsqu'elle était en fonction à l'ICLARM de 1985 à fin 1989.

Carmela C. Janagap a programmé la présente version de 1990 et 1991.

Felimon C. Gayanilo Jr a contribué à la rendre très conviviale et en a éliminé de nombreuses bogues.

Sandra A. Gayosa a vérifié tous les programmes et modèles.

J.J. Polovina nous a autorisé à développer un modèle qu'il avait lui-même conçu et nous a permis d'en conserver le nom.

Le Professeur R.E. Ulanowicz nous a prodigué de nombreuses suggestions et ses encouragements répétés.

La version 2.0 d'ECOPATH a été distribuée à environ 190 collègues. Nous les remercions pour tout l'intérêt qu'ils ont manifesté, particulièrement ceux qui ont apporté des commentaires et des observations sur l'emploi d'ECOPATH.

L'Agence danoise pour le développement international (DANIDA) a accordé son soutien financier au projet « Comparaison globale des écosystèmes aquatiques ». Cette contribution a permis d'achever la présente version 2.1.

La présentation d'ECOPATH II en langue française est réalisée dans le cadre d'un accord général de coopération entre l'ICLARM et l'Institut national polytechnique de Toulouse (France). Son financement a été en partie assuré par la contribution du gouvernement français à l'ICLARM dans le cadre d'un projet de transfert de technologie d'Asie en Afrique.

**Annexe 1. Définition de quelques termes employés dans la construction des modèles de relations trophiques.**

Concept utilisé en écologie théorique	Concept généralement employé en biologie des pêches	Définition et/ou remarque
Rapport PB	Mortalité totale (Z)	Allen (1971) a montré que ces deux concepts sont identiques dans une population équilibrée avec une mortalité de type exponentiel et une croissance de type von Bertalanffy.
Compartiment	Boîte/groupe	Une population ou un groupe de populations inclus dans le modèle et présentant les mêmes valeurs de PB et QB et des régimes alimentaires identiques.
« Arc »	Flèche	Représentation d'un transfert de matière ou d'énergie entre deux boîtes. Les branchements peuvent être pondérés, c'est-à-dire, quantifiés, sinon, ils représentent seulement l'existence d'un flux.
Liaison	Branchement	Représentation d'un flux qui n'est dirigé vers aucune boîte à l'intérieur de l'écosystème.
$T_{ij}$ Transfert	$DC_{ij}$ Régime alimentaire	Flux de matière ou d'énergie de la boîte (i) à la boîte (j) (notez que l'ordre des indices est inversé).
Respiration ( $R_i$ )	Respiration	Flux de biomasse/d'énergie qui n'est pas et ne peut pas être utilisé par d'autres boîtes. Quand le carbone est employé comme unité, la respiration apparaît sous forme de $CO_2$ , forme la plus dégradée du carbone (Ulanowicz, 1986).
Exportations ( $E_i$ )	Somme des captures par la pêche et de l'émigration	Flux de biomasse ou d'énergie utilisable mais non transférée vers des boîtes explicitement incluses dans le modèle.
Population en équilibre	Population moyenne	Populations théoriques qui n'existent jamais dans la réalité. On peut en avoir une idée à l'aide de la moyenne d'une longue série de données s'il n'y a pas, sur l'intervalle de temps étudié, de grands changements de biomasse ou de structure d'âges ou de tailles.
Réseau orienté (graphique pondéré)	Modèle trophique (modèle par boîtes)	Représentation graphique des flux et souvent des biomasses dans un écosystème. Un graphique est « pondéré » quand les flux qui relient les boîtes sont quantifiés.
Apport $D_i$	Production primaire	Un modèle d'écosystème doit toujours comporter un apport car de tels systèmes dépendent de l'énergie. Dans la plupart des cas, l'apport se fait sous forme de production primaire. En mer très profonde, et dans les milieux cavernicoles, les apports sont sous forme de détritus.

<sup>a)</sup> Les concepts et symboles utilisés ( $T_{ij}$ ,  $R_i$ ,  $E_i$ ,  $D_i$ ) sont ceux d'Ulanowicz (1986).



## Annexe 2. Dimension, unités et définitions de quelques indices présentés par Ulanowicz (1986).

Le titre du livre d'Ulanowicz (*Growth and Development: Ecosystem phenomenology*) nécessite des explications : parce que les mots « croissance » et « développement » ne sont pas utilisés ici dans leur sens habituel. Ainsi, « croissance » désigne la taille de l'écosystème tandis que « développement » désigne la quantité d'information contenue dans la structure de l'écosystème. Ceci implique que la notion de temps, si importante dans l'emploi usuel des mots « croissance » et « développement » n'apparaît pas explicitement dans les concepts essentiels de la théorie d'Ulanowicz. C'est pourquoi cette dernière peut être aisément incorporée dans ECOPATH II.

Le mot « phénoménologie » doit aussi être défini. Il a été proposé pour la première fois par le philosophe allemand E.G.A. Husserl (1859-1938) et désigne une branche de la philosophie consacrée à la description extrêmement précise des « phénomènes », c'est-à-dire, des faits qui se produisent et qui sont observés. A la limite, la phénoménologie nie la nécessité d'expliquer un phénomène, c'est-à-dire, d'en donner les causes, dès lors qu'il est « parfaitement » décrit. En employant ce terme, Ulanowicz veut faire admettre que la connaissance des flux entre les divers compartiments d'un écosystème suffit pour le décrire de façon « complète ». On peut ne pas partager cette opinion ; toutefois, les indices et la théorie dont ils sont issus sont utiles pour améliorer, même de façon partielle, nos descriptions, également partielles, des écosystèmes.

Indice (avec symboles, dimensions et unités)	Définition et remarque (avec pages et numéro des équations dans Ulanowicz (1986))
Transferts totaux (T) ; masse (ou énergie) * surface <sup>-1</sup> * temps <sup>-1</sup> (ex : gCm <sup>-2</sup> jour <sup>-1</sup> ou kcal m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup> )	Somme de tous les flux de et vers les boîtes dans un écosystème, y compris importations et exportations de biomasses ou d'énergie utilisables (captures et émigrations comprises), respiration et flux de et vers le détrit. T exprime la taille relative d'un écosystème mieux que ne le ferait la somme des biomasses (p. 35 ; équ. 3.4).
Ascendance (A) (la dimension et l'unité de A sont aussi celles de tous les indices ci-dessous, sauf A/C qui est sans dimension). Unité : masse * bits * surface <sup>-1</sup> * temps <sup>-1</sup> (ex : gC bits * m <sup>-2</sup> an <sup>-1</sup> ). A désigne également l'ascendance totale par opposition à l'ascendance interne A <sub>i</sub> (voir plus loin).	C'est le produit des transferts totaux (T) par un indice donnant l'information mutuelle moyenne ou information contenue dans l'écosystème qui peut chercher à augmenter son ascendance à mesure qu'il évolue. Ceci est possible en diminuant les coûts liés aux importations, exportations, et à la respiration. En pratique, cela n'est possible que dans certaines limites au-delà desquelles le système devient vulnérable aux perturbations.
Capacité de développement (C) dite « complète » par opposition à la capacité de développement interne C <sub>i</sub> (voir plus loin).	Limite supérieure possible théorique de l'ascendance : valeur que prendrait A si les coûts de fonctionnement étaient nuls. Ceci est impossible pour des raisons thermodynamiques (p. 105 ; équ. 6.6).
Coûts de fonctionnement du système (φ)	Différence entre capacité et ascendance. Somme des composants définis ci-après. Cela représente les limites d'accroissement de l'ascendance et reflète les réserves de forces qu'un écosystème peut utiliser pour lutter contre des perturbations inattendues (Ulanowicz, 1990).
Coûts des apports (φ <sub>0</sub> )	Perte d'information due au fait qu'on ne sait pas de quelles boîtes viennent les apports en question car elles sont en dehors de l'écosystème. φ <sub>0</sub> sera un minimum si les apports ont lieu selon une seule flèche (p. 107-108).

## Annexe 2. (suite)

Indice (avec symboles, dimensions et unités)	Définition et remarque (avec pages et numéro des équations dans Ulanowicz (1986))
Coûts des exportations ( $\phi_o$ )	Perte d'information due au fait qu'on ignore la destination exacte des flux vers l'extérieur de l'écosystème. $\phi_o$ est nul quand il n'y a pas d'exportation ou quand celles-ci ont lieu selon une seule flèche (p. 107, équ. 6.18).
Coût de la respiration ( $\phi_s$ )	Perte d'information due au fait que les flux respiratoires ne relient pas les boîtes entre elles et ne donnent lieu à aucun échange d'information entre les boîtes. $\phi_s$ augmente donc avec la respiration et doit toujours être $> 0$ .
Coût de la redondance ( $\phi_r$ ) appelée aussi redondance du système (R)	Perte d'information liée à la présence de flux multiples entre les boîtes. $\phi_r$ est minimum quand une seule flèche entre et sort par boîte ou quand plusieurs flèches sortant d'une même boîte représentent des flux identiques. R ou $\phi_r$ est donc une mesure de l'ambiguïté interne des connexions à l'intérieur d'un système (p. 107 et 114).
Capacité de développement interne ( $C_i$ )	Capacité de développement calculée en faisant abstraction des apports extérieurs.
Ascendance interne ( $A_i$ )	Ascendance complète mais calculée sans y intégrer les flux correspondant aux importations ( $A_o$ ), aux exportations ( $A_c$ ) et à la respiration ( $A_r$ ). On a : $A_i = C_i (E + S + R)$ ; E et S sont définis ci-dessous et $R = \phi_r$ .
Contribution aux autres systèmes (E)	$\phi_c + A_c$ : part des exportations d'un système dans les coûts de $\phi_c$ et dans l'ascendance $A_c$ (p. 114-115).
Dissipation (S)	$0_s$ et $A_s$ : part de la respiration dans les coûts du système $\phi_s$ et dans son ascendance $A_s$ .
Ascendance/Capacité de développement A/C	Mesure du rendement du réseau (p. 111).

**Annexe 3. Définitions et symboles des variables utilisés dans l'annexe 4. Le mot « unité » veut dire l'unité dans laquelle sont exprimées les biomasses et les flux de matière ou d'énergie ; exemple : tonnes km<sup>-2</sup>.**

Symbole	Equation	Définition	Dimension
B <sub>i</sub>	-	Biomasse du groupe (i).	unité
C <sub>i</sub>	-	Captures concernant le groupe (i).	unité temps <sup>-1</sup>
DC <sub>ij</sub>	$\sum_j DC_{ij} = 1,$	Proportion de la proie (j) dans la ration du prédateur (i). DC <sub>ij</sub> est pondéré selon les espèces, tailles, et saisons inclus dans la boîte.	sans dimension
DC (N1,i)	DET <sub>i</sub> /DT	Composition des apports au détritus.	sans dimension
DET <sub>i</sub>	-	Flux du groupe (i) vers le détritus.	unité temps <sup>-1</sup>
DT	$\sum_i DET_i$	Somme de tous les flux vers le détritus.	unité temps <sup>-1</sup>
DIFF	TOTPP - PPROD	Différence entre la production primaire entrée et celle obtenue par ECOPATH II. Positive, elle est considérée comme un apport additionnel des producteurs primaires au détritus et non un flux au sens strict.	unité temps <sup>-1</sup>
DTPP	$S_{i(PP > 0)} DET_i$	Somme des flux de tous les producteurs vers le détritus.	unité temps <sup>-1</sup>
Ecosystème	-	Système où les entrées sont équilibrés par les sorties.	sans dimension
EE <sub>i</sub>	Annexe 4, Algorithme 2 $EE_i * P_i = EX_i + M2_i * B_i$	Rendement écotrophique : part de la production qui est ingérée capturée et/ou exportée ; c'est (1 - autres mortalités).	sans dimension
EX <sub>i</sub>	-	Exportations, captures incluses, hors de l'écosystème.	unité temps <sup>-1</sup>
GE <sub>i</sub>	PB <sub>i</sub> /QB <sub>i</sub>	Coefficient de transformation.	sans dimension
F <sub>i</sub>	C <sub>i</sub> /B <sub>i</sub>	Coefficient de mortalité dû à la pêche.	temps <sup>-1</sup>
E <sub>i</sub>	$(EX_i - C_i)/B_i$	Coefficient de mortalité apparente due aux exportations qui ne sont pas la pêche.	temps <sup>-1</sup>
GS	-	Part non assimilée de la nourriture ; valeur à entrer admise égale à 20 % par défaut, d'après Winberg (1956). La nourriture non digérée va au détritus.	sans dimension

## Annexe 3. (suite)

Symbole	Equation	Définition	Dimension
$M0_i$	$(i-EE_i) \cdot PB_i$	Autres mortalités.	temps <sup>-1</sup>
$M2_i$	$(\sum_j B_j QB_j DC_{ji}) / B_i$	Mortalité par prédation de (i).	temps <sup>-1</sup>
$N$		Nombre de groupes vivants.	sans dimension
$N1$	$N + 1$	Nombre de boîtes y compris le détrit.	sans dimension
$NE$	$PB_i / (QB_i \cdot (1-GS))$	Coefficient de transformation nette.	sans dimension
$OI_i$	$\sum_j (TL_j - (TL_i - 1))^2 \cdot DC_{ij}$	Index d'omnivorie du groupe (i).	sans dimension
$PARTM2$	$M2_i - B_i QB_i DC_{ii}$ (Equation 10)	Mortalité par prédation partielle du groupe (i), le cannibalisme est exclu.	temps <sup>-1</sup>
$PB_i$	(Equation 8) $P_i / B_i$	Rapport Production/Biomasse du groupe (i). Il est égal à la mortalité totale.	temps <sup>-1</sup>
$P_i$	$B_i \cdot PB_i$	Production de (i).	unité temps <sup>-1</sup>
$PP$		Production primaire totale du système.	unité temps <sup>-1</sup>
$PP_i$		Proportion de la production de (i) d'origine primaire : valeurs comprises entre 0 et 1.	sans dimension
$PPROD$	$\sum_i B_i PB_i PP_i$	Evaluation de la production primaire donnée par ECOPATH II.	unité temps <sup>-1</sup>
Producteurs primaires	$PP_i > 0$	Tous les groupes (i) dont PP est à 0.	sans dimension
$R$	$\sum_i RESP_i$	Respiration totale du système.	unité temps <sup>-1</sup>
$QB_i$	$Q_i / B_i$	Rapport Consommation/Biomasse du groupe (i). $QB_i = 0$ pour les consommateurs.	temps <sup>-1</sup>
$Q_i$	$B_i \cdot QB_i$	Consommation totale du groupe (i).	unité temps <sup>-1</sup>
$RESP_i$	$(1-GS_i) \cdot Q_i - (1-PP_i) \cdot P_i$	Respiration du groupe (i) : si un élément minéral est l'unité, $PP_i$ est fixé à 0, que le groupe soit autotrophe ou non parce que les éléments minéraux ne sont pas produits.	unité temps <sup>-1</sup>
Temps		N'importe quelle durée utile pour la construction du modèle.	temps (année, ...)
$TOTPP$		Production primaire nette de tous les producteurs, donnée qui n'est pas à fournir.	unité temps <sup>-1</sup>

## Annexe 3. (suite)

Symbole	Equation	Définition	Dimension
TRPUT		Transferts totaux du système : ensemble des productions, captures, importations et exportations, flux respiratoires et flux vers le détrit.	unité temps <sup>-1</sup>
TL <sub>i</sub>	Annexe 4 Algorithme 6	Niveau trophique du groupe (i).	sans dimension
Unité		Unité employée dans le modèle (éléments minéraux, énergie.)	par exemple tonnes km <sup>-2</sup>

#### Annexe 4. Description des algorithmes

##### Algorithme 1 Estimation de PB

De l'équation (2), on déduit :

$$B_i = \frac{EX_i + \sum_j B_j QB_j DC_{ji} P}{B_i * EE_i}$$

Cette équation peut être résolue si l'on connaît : les captures, la biomasse et le rendement écotrophique du groupe (i), ainsi que les biomasses et les consommations de tous les prédateurs de ce groupe (les prédateurs peuvent être le groupe (i) lui-même par cannibalisme).

#### Problème : Comment procéder avec un prédateur du sommet

Dans le cas d'un prédateur (i) du sommet exploité mais ne subissant lui-même aucune prédation ( $M2_i = 0$ ), le rapport  $P_i B_i$  peut être calculé à partir d'informations sur ce seul groupe (i).

Pour un prédateur du sommet de la pyramide trophique qui n'est ni pêché ni consommé,  $EE_i = 0$ . Il faut alors connaître par ailleurs  $P_i B_i$  ; en effet, l'équation (9) est alors inutilisable car  $EE_i$ ,  $C_i$  et  $\sum B_j, QB_j, DC_{ji}$  sont tous nuls.

Dans la plupart des cas, au moins pour les biologistes des pêches, il n'y aura pas de sérieux problème pour obtenir une valeur de  $P_i B_i$  (en fait la mortalité totale comme rappelé en annexe 1) pour les prédateurs du sommet. Cela est possible à partir des structures d'âges ou des paramètres de croissance.

Si vraiment aucune information n'est disponible pour  $P_i B_i$ , on peut entrer la valeur 0. Elle est irréaliste mais sera sans conséquence pour le reste des calculs<sup>a)</sup>.

Enfin, pour des prédateurs du sommet dont  $EE_i = 0$ , il n'est pas possible de calculer  $QB_i$  (la raison en est expliquée dans l'algorithme 5).

##### Algorithme 2 Estimation de EE

De nouveau, en écrivant différemment l'équation (2), on obtient :

$$EE_i = \frac{EX_i + M2_i * B_i}{B_i * PB_i} = \frac{EX_i + \sum_j B_j * QB_j * DC_{ji}}{B_i * PB_i}$$

Les données requises sont celles mentionnées lors de l'algorithme 1.

Cette équation définit aussi EE, le rendement écotrophique, comme la partie de la production qui est exportée (éventuellement par la pêche) et/ou consommée par les prédateurs.

##### Algorithme 3 $B_i$ et $QB_i$ sont inconnus

Soit (i) le numéro du groupe pour lequel  $B_i$  et  $QB_i$  sont inconnus, (k) le numéro d'un groupe proie (donc  $DC_{ik} > 0$ ) pour lequel  $B, PB, QB$ , et  $EE$  sont connus ou peuvent être estimés. Pour les groupes qui ne consomment ni (i) ni (k),  $B$  ou  $QB$  peuvent être inconnus. En revanche, pour les autres groupes  $B$  et  $QB$  doivent être connus.

<sup>a)</sup> Un essai d'évaluation de  $PB$  à partir du programme aboutira à la solution sans intérêt  $PB_i = 0$ .

A partir de l'équation (2), on obtient :

$$B_i \cdot PB_i \cdot EE_i = EX_i + \sum_j B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji} \quad \dots 8)$$

Si  $EE_i \neq 0$  alors,

$$B_i \cdot PB_i = (EX_i + \sum_j B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji}) / EE_i \quad \dots 9)$$

La mortalité par prédation  $M2_i$  est, par définition (Annexe 3),

$$\begin{aligned} M2_i = \sum_j B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji} &= \sum_{j(j \neq i)} B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji} + B_i \cdot QB_i \cdot DC_{ii} \\ &= PARTM2_i + B_i \cdot QB_i \cdot DC_{ii} \end{aligned} \quad \dots 10)$$

En outre, puisque :

$$\begin{aligned} B_k \cdot PB_k \cdot EE_k &= EX_k + \sum_j B_j \cdot QB_j \cdot DC_{jk} \\ &= EX_k + \sum_{j(j \neq i)} B_j \cdot QB_j \cdot DC_{jk} + B_i \cdot QB_i \cdot DC_{ik} \end{aligned}$$

nous avons aussi,  $DC_{ik}$  n'étant pas nul,

$$B_i \cdot QB_i = (B_k \cdot PB_k \cdot EE_k - EX_k - \sum_{j(j \neq i)} B_j \cdot QB_j \cdot DC_{jk}) / DC_{ik} \quad \dots 11)$$

ou

$$QB_i = (B_k \cdot PB_k \cdot EE_k - EX_k - \sum_{j(j \neq i)} B_j \cdot QB_j \cdot DC_{jk}) / (DC_{ik} \cdot B_i) \quad \dots 12)$$

Maintenant, à partir des équations (2) et (10), on écrit :

$$B_i = \frac{EX_i + PARTM2_i + DC_{ii} \cdot (B_k \cdot PB_k \cdot EE_k - EX_k - \sum_{j(j \neq i)} B_j \cdot QB_j \cdot DC_{jk}) / DC_{ik}}{EE_i \cdot PB_i} \quad \dots 13)$$

Finalement,  $QB_i$  s'obtient grâce à l'équation (12).

#### Algorithme 4 Estimation des seules biomasses ( $B_i$ )

Généralement, il est impossible d'évaluer les biomasses des prédateurs du sommet à partir desquels il n'y a pas d'exportation.

A partir des équations (2) et (10), nous avons :

$$\begin{aligned} B_i \cdot PB_i \cdot EE_i &= EX_i + M2_i \\ &= EX_i + PARTM2_i + B_i \cdot QB_i \cdot DC_{ii} \end{aligned}$$

et ainsi :

$$B_i = \frac{EX_i + PARTM2_i}{(PB_i \cdot EE_i - QB_i \cdot DC_{ii})} \quad \dots 14)$$

Si  $PB_i \cdot EE_i = QB_i \cdot DC_{ii}$ , c'est-à-dire, si le groupe (i) est le seul prédateur de ce même groupe (i), l'équation (16) ne peut pas être résolue. Le groupe (i) doit être alors divisé au moins en deux sous-groupes.

Il faut aussi noter que si,

$$PB_i \cdot EE_i < QB_i \cdot DC_{ii},$$

(le cannibalisme dépasse la mortalité par prédation), l'équation (13) conduit à une valeur négative de  $B_i$ . S'il en est ainsi, un message d'erreur sera affiché par le programme et les calculs seront interrompus.

Si les biomasses sont inconnues pour tous les groupes et s'il n'y a ni pêche ni autres exportations pour tous les groupes. Il faut entrer la biomasse (devinée dans un premier temps) de tous les prédateurs du sommet, dont personne ne se nourrit.

#### Algorithme 5 Inversion généralisée

Considérant de nouveau le système (3), nous avons :

$$B_1PB_1EE_1 - B_1QB_1DC_{11} - B_2QB_2DC_{21} - \dots - B_nQB_nDC_{n1} - EX_1 = 0 \quad \dots 3.1)$$

$$B_2PB_2EE_2 - B_1QB_1DC_{12} - B_2QB_2DC_{22} - \dots - B_nQB_nDC_{n2} - EX_2 = 0 \quad \dots 3.2)$$

:

:

$$B_nPB_nEE_n - B_1QB_1DC_{1n} - B_2QB_2DC_{2n} - \dots - B_nQB_nDC_{nn} - EX_n = 0 \quad \dots 3.n)$$

Ceci peut être exprimé comme suit :

$$a_{11} X_1 + a_{12} X_2 + \dots + a_{1m} X_m = Q_1 \quad \dots 4.1)$$

$$a_{21} X_1 + a_{22} X_2 + \dots + a_{2m} X_m = Q_2 \quad \dots 4.2)$$

:

:

$$a_{p1} X_1 + a_{p2} X_2 + \dots + a_{pm} X_m = Q_p \quad \dots 4.n)$$

Les substitutions conduisant au système d'équations (4) dépendent du paramètre resté inconnu dans chacune des équations, après emploi répétitif des algorithmes 1 et 2.

Pour chacune des équations possibles (i), les substitutions suivantes sont opérées :

a)  $PB_j$  ou  $EE_j$  sont inconnus

Outre  $PB_j$  et  $EE_j$ , soit  $B_j$  soit  $QB_j$  sera inconnu (sinon les algorithmes 1 et 2 auront calculé les paramètres manquants).

L'équation (j) n'est pas incluse dans les matrices A, X et Q. En revanche, les valeurs manquantes des paramètres  $B_j$  et  $QB_j$  sont estimées à partir des autres équations et  $PB_j$  et  $EE_j$  sont calculés à l'aide des algorithmes 1 et 2.

b)  $P_j$  et  $QB_j$  sont tous deux inconnus

S'il n'a pas été possible de calculer  $B_j$  et  $QB_j$  à l'aide de l'algorithme 3, l'exécution du programme sera interrompue à cette étape de l'algorithme 5 et le message suivant sera communiqué :

« Faute de données suffisantes, il est impossible de calculer à la fois B et QB pour le groupe (j) ».

c)  $B_j$  seule est inconnue

$$\text{Si } i < j, \text{ alors } A_{ij} = -QB_j * DC_{ji}$$

$$\text{Si } i = j, \text{ alors } A_{ij} = PB_j * EE_j - QB_j * DC_{jj}$$

d)  $QB_j$  seul est inconnu

$$A_{ij} = -B_j * DC_{ji}$$



e) La matrice X

Le  $i^{\text{ème}}$  élément de cette matrice sera soit  $B_i$  soit  $QB_i$ , selon que l'un ou l'autre sera inconnu.

f) La matrice Q

La matrice Q contient les éléments de la partie supérieure droite.

Pour chaque boîte (i), on fera dériver les  $Q_i$  de la somme de tous les éléments  $Q_j$  des équations :

$$Q_i = EX_i + \sum_j q_{ij}$$

où :

$$q_{ij} = \begin{cases} 0 & \text{si } B_j \text{ est inconnue} \\ +B_j * QB_j * EE_j & \text{si } QB_j \text{ est inconnu} \\ B_j * QB_j * DC_{ji} & \text{si } B_j \text{ et } QB_j \text{ sont connus et } B_i \text{ est inconnue} \\ B_i QB_i DC_{ii} - B_i PB_i EE_i & \text{si } B_i \text{ et } QB_i \text{ sont connus et } i = j \end{cases}$$

et où tous les indices (j) recouvrent la totalité des boîtes.

#### Problème : Estimation de QB pour un prédateur du sommet

Le rapport QB peut, dans la plupart des cas, être estimé à l'aide de l'algorithme 5. Toutefois, pour un prédateur du sommet de la pyramide trophique (m) pour lequel  $\sum DC_{jm} = 0$  (cela veut dire qu'il ne subit lui-même d'aucune prédation), il n'est pas possible de calculer  $QB_m$ .

#### Algorithme 6 Niveaux trophiques

Les producteurs primaires comme le phytoplancton et les producteurs benthiques ont, par définition, un niveau trophique de 1. Pour tous les autres groupes, sauf le détritus, le niveau trophique (moyen pondéré) TL du groupe (i) est défini comme 1 auquel on ajoute la somme des niveaux trophiques des proies multipliée par la proportion de chacune de ces proies dans le régime alimentaire de (i).

$$TL_i = 1 + \sum_j DC_{ij} * TL_j \quad \dots 15)$$

$DC_{ij}$  décrit la composition du régime alimentaire ; c'est la proportion de de la proie (j) dans la ration du prédateur (i).

Le détritus est une partie de l'écosystème qui n'est pas assimilable à des organismes vivants. Pour lui, la notion de niveau trophique pose donc un problème théorique évoqué dans une version précédente de ce manuel. Finalement nous avons décidé de lui donner un niveau trophique de 1, comme aux producteurs primaires. En effet, c'est ainsi que procède le Programme biologique international.

Les niveaux trophiques des groupes autres que les producteurs primaires ou le détritus peuvent être exprimés au moyen d'un système d'équations de la forme :

$$\begin{array}{rcccc} 1 & = & TL_1(1-DC_{11}) & -TL_2DC_{12} & -TL_3DC_{13} & \dots -TL_nDC_{1n} \\ 1 & = & -TL_1DC_{21} & +TL_2(1-DC_{22}) & -TL_3DC_{23} & \dots -TL_nDC_{2n} \\ : & & & & & \\ : & & & & & \\ : & & & & & \\ 1 & = & -TL_1DC_{n1} & -TL_2DC_{n2} & -TL_3DC_{n3} & \dots +TL_n(1-DC_{nn}) \end{array}$$

cela peut être écrit sous la forme d'une matrice

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (1-DC_{11}) & -DC_{12} & \dots & -DC_{1n} \\ -DC_{21} & (1-DC_{22}) & \dots & -DC_{2n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ -DC_{n1} & -DC_{n2} & \dots & (1-DC_{nn}) \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} t_1 \\ t_2 \\ \vdots \\ \vdots \\ t_n \end{bmatrix}$$

où  $Y = DT$

qui admet comme solution  $T = (D^{-1})Y$

La solution de la matrice T est obtenue en prenant l'inverse de D, c'est-à-dire,  $D^{-1}$ , à l'aide des méthodes habituelles en la matière.

#### Algorithme 7 Indice d'omnivorie

Le comportement alimentaire du groupe (i) peut être en partie décrit par son indice d'omnivorie, c'est-à-dire par la variance du niveau trophique de ses proies.

$$OI_i = \sum_j (T_j - T)^2 * DC_{ij} \quad \dots 16)$$

où  $T_j$  est le niveau trophique de la proie (j), et

T est la moyenne des niveaux trophiques des proies, c'est-à-dire, un de moins que le niveau trophique du prédateur (i).

Un indice d'omnivorie élevé indique que la position trophique des proies est variable et que les types de proies sont nombreux.

L'indice d'omnivorie d'un prédateur qui aurait un seul type de proie d'un seul niveau trophique serait nul.

## Annexe 5

**LES MODELES DE RELATIONS TROPHIQUES :  
ECOPATH I ET II<sup>a)b)</sup>****Daniel Pauly****Directeur du programme de gestion des pêches en eaux libres****Centre International de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM)  
MC P.O. Box 2631 Makati 0718, Manille, Philippines**

- 
- a) Nous présentons ici le texte d'une conférence donnée le 6 juillet 1990 par l'auteur au Laboratoire d'ichtyologie appliquée de l'Ecole nationale supérieure agronomique, Institut national de polytechnique de Toulouse. Cette conférence a été retranscrite par le Professeur Nicole Lair de l'Université Blaise Pascal de Clermont Ferrand, et mise en forme par le Professeur Jacques Moreau de l'INP de Toulouse. La version finale a été préparée à l'ICLARM par Catherine Lhomme-Binudin et l'auteur. Elle inclut des figures et des références bibliographiques ajoutées à celles du manuel dont ce texte est une annexe et complément. L'auteur remercie Nicole Lair, Jacques Moreau et Catherine Lhomme-Binudin pour leur aide dans la préparation du manuscrit, Maria Lourdes Palomares et Sylvia Opitz pour les données extraites de leur thèse de Doctorat qu'elles lui ont communiquées à titre privé, ainsi que Villy Christensen pour l'ensemble de sa collaboration.
- b) ICLARM Contribution No. 880

## **ABSTRACT**

A brief review of fisheries research and aquatic modelling is presented, with emphasis on the basic assumptions, parameter estimation, applications and limitations of steady-state trophic models. Two methods, one analytic, the other predictive, are presented to estimate the food consumption of fish populations, an important parameter of the models.

The ECOPATH II approach and software are then presented; these allow for:

a) rapid construction, parametrization and balancing of steady-state trophic model, based on an approach pioneered by J.J. Polovina and coworkers; and

b) subsequent analysis of the resulting network of flows, based on concepts derived mainly from R. Ulanowicz and coworkers.

Application examples are presented which illustrate the usefulness of the ECOPATH approach and software for fishery-related and comparative studies of aquatic ecosystems.

## **RESUME**

Ce document fait un bref historique des recherches en matière de pêche et de modélisation dans le domaine des écosystèmes aquatiques en mettant en relief les hypothèses de base, l'estimation des paramètres nécessaires, les applications des modèles trophiques « équilibrés » ainsi que leurs limites. Deux méthodes, l'une analytique, l'autre prédictive et comparative sont adoptées pour estimer la consommation de nourriture des poissons, paramètre important de tels modèles.

Le présent document fait également une présentation de la démarche que constitue le Programme ECOPATH II en matière de modélisation. Ce programme permet :

- a) de construire et de calibrer rapidement des modèles de relations trophiques selon une démarche dont les pionniers ont été J.J. Polovina et son équipe ; et
- b) d'analyser les résultats concernant les flux en suivant la théorie de R. Ulanowicz et ses collaborateurs.

Des exemples d'application illustrent l'utilité d'ECOPATH II pour des études sur les pêches et pour la comparaison des écosystèmes aquatiques.

## **2 HISTORIQUE DES RECHERCHES EN MATIERE DE PECHE ET DE MODELISATION**

Jusqu'à la fin des années 20, les activités scientifiques autour de la pêche étaient essentiellement liées à son aménagement. L'écologie, au sens le plus général, était le point de référence de la plupart des idées de l'époque sur le sujet (Went, 1972). Le divorce entre l'écologie générale, d'une part, et la dynamique des populations, d'autre part, n'eut lieu que vers les années 30-40, quand l'Ecole britannique de Lowestoft introduisit une approche réductionniste à la dynamique des populations. En effet, on se rendit à l'évidence alors que tout ne pouvait être examiné en même temps. Auparavant, tout faisait l'objet d'études : la

salinité, les sels nutritifs, la plancton, la biologie des poissons... Ces recherches, qui permirent tout de même d'étudier le contexte écologique des pêcheries, suscitèrent un intérêt moindre lorsqu'on réalisa que la pêche elle-même était le facteur de régulation principal de la plupart des populations de poissons exploitées (Russel, 1931 ; Graham, 1943).

Aujourd'hui, l'étude de la dynamique des populations ne porte généralement que sur cinq éléments (Figure 1) : le stock, la mortalité par pêche (exprimée par  $F$ ), la mortalité naturelle (exprimée par  $M$ ), la croissance des poissons (exprimée par  $G$ ) et le recrutement (exprimé par  $R$ ), c'est-à-dire, la production des juvéniles qui renouvellent le stock.

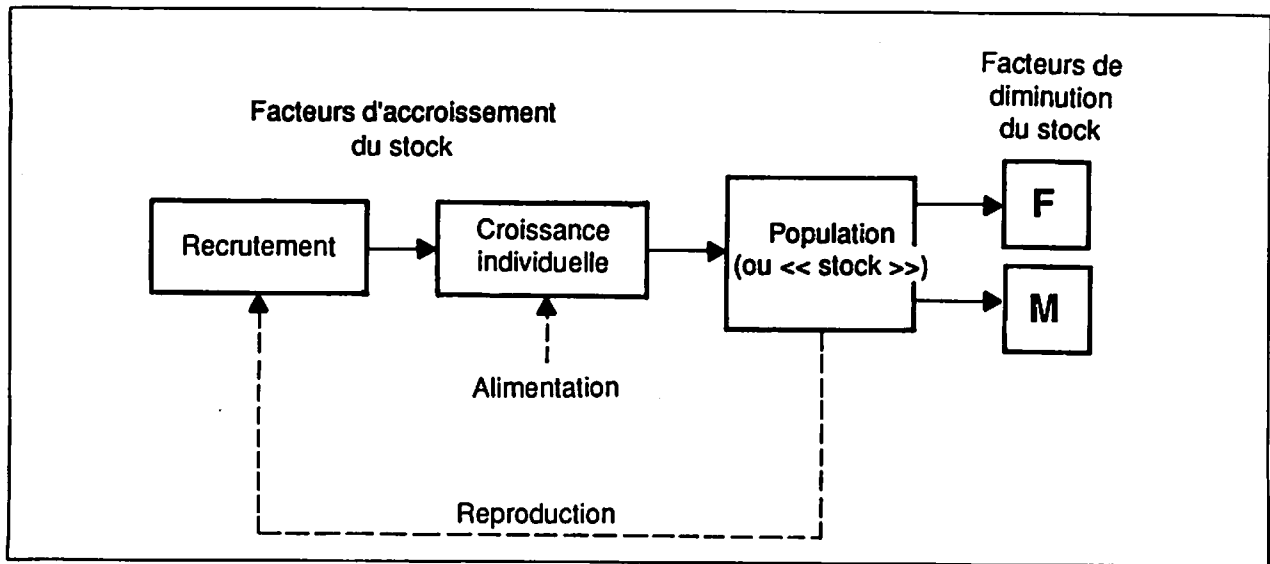


Fig. 1 Représentation schématique des processus principaux de détermination de la taille d'un stock de poissons exploités et, finalement, du destin d'une pêcherie. Ces processus (cadres et lignes continues) sont ceux considérés par les biologistes des pêches qui accordent moins d'importance dans leurs recherches aux processus biologiques et écologiques (lignes brisées)

Donc, deux éléments – positifs – contribuent à accroître le nombre et la biomasse des poissons de ce stock, tandis que deux autres – négatifs – produisent l'effet contraire. Curieusement, c'est de s'être limité à ces quatre processus qui a permis à la dynamique des populations de progresser. Cette démarche dite « réductionniste » est d'ailleurs assez courante en physique.

Le type de modèle présenté sur la figure 1 (considérant des éléments positifs et négatifs) fut présenté par Russel (1931) mais ne put être utilisé, vu son caractère purement conceptuel. Il fallut une guerre de plus, c'est-à-dire, une longue fermeture de la saison de pêche, et l'habileté mathématique de H.R. Hulme (Hulme et coll., 1947) et de Beverton et Holt (1957) pour que ce modèle devienne utilisable (Smith, 1988) sous une forme comportant une simplification supplémentaire, savoir, le recrutement  $R$  est supposé constant. Admettant une croissance  $G$  et une mortalité naturelle  $M$ , un maillage particulier et une certaine mortalité par pêche  $F$  détermineront la production, celle-ci étant proportionnelle au nombre de recrues. Le choix d'un maillage particulier ou d'une valeur

optimale de  $F$  est donc possible, et les résultats seront prévisibles indépendamment du nombre de recrues (Postel, 1976 ; Laurec et Le Guen, 1981 ; Revéret, 1991).

Il existe de nombreuses variantes du modèle analytique de Beverton et Holt (1957), par exemple, les différentes versions de l'analyse des populations virtuelles (Mesnil, 1980 ; Laurec et Le Guen, 1981) où le recrutement est estimé en reconstruisant un stock particulier à partir des données de prises par âge (la solution inverse du modèle de Beverton et Holt). Ce sont aussi des modèles réductionnistes, d'où la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement a été éliminée. De plus, les différences de croissance ou de mortalité naturelle d'une année à l'autre ne sont généralement pas non plus étudiées, ces paramètres étant considérés constants. En fait, dans les modèles analytiques, le « temps » n'est pris en compte que dans le cadre de l'effet de la mortalité par pêche  $F$ . La suppression de la variable « temps » constitue la démarche de base d'importantes méthodes adoptées par les biologistes halieutiques. Ceci est un point sur lequel nous reviendrons quand nous présenterons le modèle ECOPATH où le facteur temps est aussi largement ignoré.

Le modèle représenté sur la figure 1 peut être comparé à un jeu de briques du type LEGO où les briques s'emboîtent les unes aux autres. L'« emboîtement » est réalisé en considérant tout d'abord l'alimentation qui est l'élément nécessaire à l'emboîtement au niveau inférieur, la mortalité étant l'élément assurant l'emboîtement au niveau supérieur.  $F$  et  $M$ , à leur tour, traduisent l'emboîtement à la pêche et aux autres espèces (Figure 2). On peut ainsi admettre que chaque espèce étudiée est une brique composée de creux et de bosses de montage permettant de l'associer aux autres espèces. Cette brique est implicite dans la théorie de Beverton et Holt (1957).

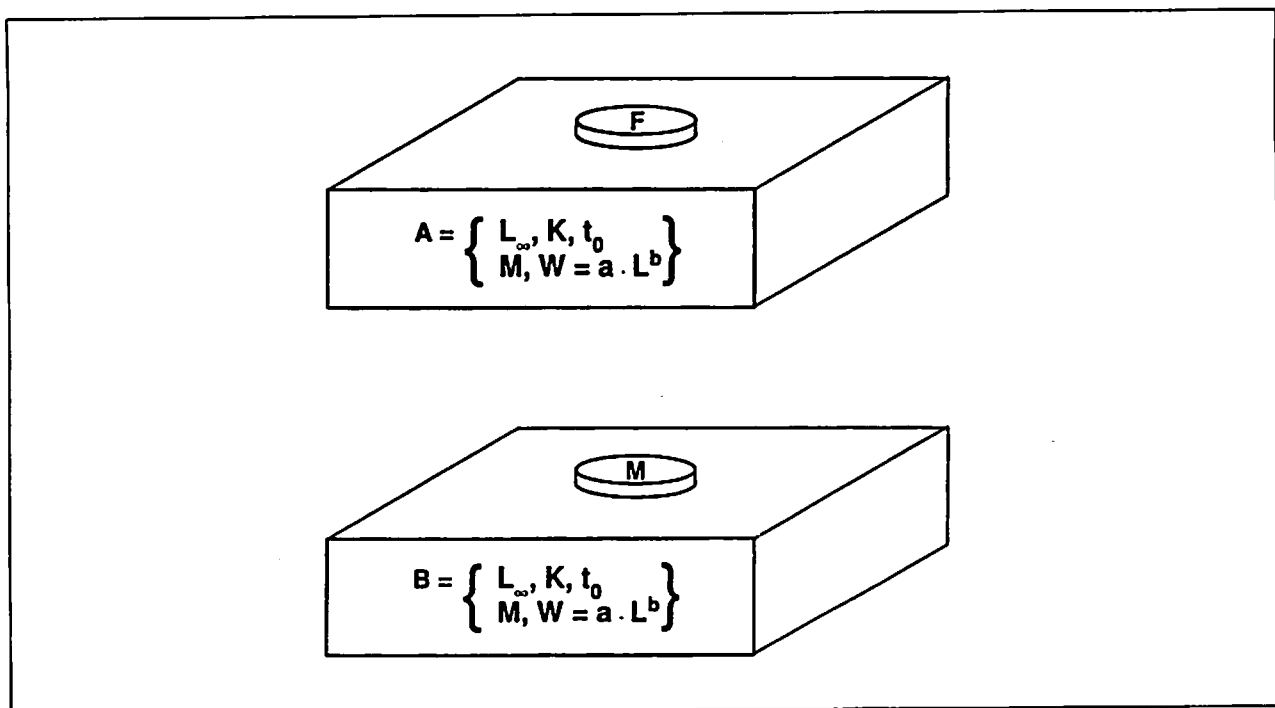


Fig. 2 Deux briques de LEGO représentant deux espèces de poissons :

$A$  est un prédateur exploité par une flottille de pêche  $F$  et  $B$  est une espèce dont la mortalité naturelle  $M$  est due essentiellement à la prédation par  $A$ . Ainsi, toute hypothèse sur la valeur de  $M$  pour  $B$  est en fait une hypothèse sur la consommation de nourriture par  $A$ .

Pourquoi faire de la modélisation plurispécifique ? Parce que les espèces n'existent tout simplement pas isolément. Pour comprendre ce qui se passe au sein d'un écosystème, celui-ci doit être considéré dans son ensemble. De plus, les chercheurs veulent, la plupart du temps, posséder des descriptions complètes et le reproche le plus grave que l'on puisse faire à une théorie est d'être « incomplète ». Or, ceci n'implique pas qu'une théorie doive tout couvrir ; ce serait impossible. Ceci étant, la théorie en question doit permettre de répondre à des questions spécifiques posées dès le départ, et par conséquent inclure les données nécessaires à la réponse. Par exemple, si en parlant d'un lac, on dit que le plancton est responsable de tel effet en raison de tel facteur, les variables correspondantes doivent être considérées dans le modèle, la modélisation n'étant en fait qu'une façon rigoureuse d'intégrer ces données. En général, un laboratoire produit toutes sortes de données sur différents systèmes que l'on peut trouver sous forme de thèses, de monographies ou de publications dans des revues scientifiques. Il est, naturellement, indispensable que tous les chercheurs qui collectent des données sur un même système emploient les mêmes unités et intègrent ces données en travaillant sur le même modèle.

La modélisation est aussi une façon de vérifier des données. Lorsque, par exemple, quatre chercheurs travaillent respectivement sur le phytoplancton, le zooplancton, les poissons et les pêches d'un lac, chacun estimera des transferts d'énergie. Si le système étudié reste pareil à lui-même d'une année à l'autre, ces transferts doivent maintenir un équilibre, non seulement d'une année à l'autre, mais également entre les divers groupes étudiés. Si ces quatre chercheurs travaillent ensemble, il faudra donc que les transferts estimés soient mutuellement compatibles. Les résultats des évaluations de chacun des chercheurs et le simple fait de travailler ensemble permettent d'estimer simultanément plusieurs paramètres que des chercheurs isolés ne pourraient évaluer seuls. C'est la « prime de coopération » relevée par Christensen (1990).

### 3 MODELES DE SIMULATION ET MODELES EQUILIBRES

Quand on pense « modélisation », on pense souvent aux modèles de simulation. En effet, ces modèles ont vite joui d'un certain prestige ; c'est à Volterra (1926) et à Lotka (1925) que l'on doit les premiers modèles de simulation que l'on retrouve aujourd'hui sous diverses formes. Par simulation, il faut entendre modèle qui reproduit dans le temps l'évolution des biomasses en fonction, par exemple, de la disponibilité en aliments, des prédateurs et/ou des variations de l'environnement. Il s'agit, en fait, d'une série d'équations différentielles intégrées sur des intervalles de temps relativement brefs, par exemple 24 heures, et ensuite réexprimées sur une période plus longue, par exemple le mois.

Malgré la grande quantité de données que ces modèles requièrent, ils restent encore loin de la réalité (presque autant que les modèles équilibrés du type ECOPATH exposés plus loin). Il existe aussi, précisément du fait que le facteur temps est ici incorporé, des risques d'« explosion » du système dus aussi bien à sa structure qu'au choix des paramètres. On remédie souvent à ce problème en introduisant des paramètres de calage plus ou moins arbitraires (Lohle, 1987 ; Ulanowicz, 1989), ce qui peut être perçu comme réduisant la « rigueur » de ces modèles. Or, les modèles les plus performants comportent des

paramètres de calage (Andersen et Ursin, 1977 ; Walsh, 1981 ; Larkin et Gazey, 1982 ; Cousins, 1987).

En outre, ces modèles ont été pour la plupart développés dans les années 60 et 70, ce qui était bien trop tôt ! A l'époque, on ne disposait que d'ordinateurs puissants, et toute une caste de « prêtres » en barraient l'accès aux scientifiques sans formation en informatique. Il fallait au moins connaître le langage FORTRAN et aimer lire et interpréter des tableaux (les expressions graphiques étaient alors quasiment inexistantes. En fait, les travaux de modélisation de l'époque ont eu l'effet, peut-être inattendu d'isoler les créateurs des modèles des chercheurs de terrain. Le Programme biologique international (PBI), très actif en France, fournit un bon exemple de cette scission entre biologistes et modélisateurs. Les données collectées dans les lacs étaient envoyées en Angleterre pour les travaux de modélisation, du reste très réussis. La structure des lacs, en particulier celle de quelques lacs africains, y compris le lac Georges, a été très bien documentée (Le Cren et Lowe McConnell, 1980), mais une fois que le PBI parvint à son terme, l'investissement intellectuel stoppa de la même manière.

Les travaux de simulation ont continué de se développer, d'autant que les ordinateurs personnels d'aujourd'hui sont mieux adaptés à ce genre de travail que leurs prédécesseurs. Toutefois, les problèmes qui se sont posés à l'époque ont incité les chercheurs à trouver des solutions plus simples, et à mettre au point des modèles dotés de structures différentes. D'ailleurs, la différence entre un modèle de simulation comme ceux d'Andersen et Ursin (1977) ou Larkin et Gazey (1982) et un modèle trophique équilibré ne réside par seulement dans la simplicité de ce dernier mais également dans sa structure. En fait, la différence essentielle réside dans l'élimination du facteur temps, l'hypothèse de base étant, pour les modèles trophiques équilibrés, que les choses ne changent « pratiquement pas » dans l'intervalle de temps considéré, ce qui est la caractéristique la plus importante d'un modèle de ce type. Bien sûr, on peut avoir diverses opinions à ce sujet. Toutefois, les exemples illustrés sur la figure 3 vont permettre de ne pas s'attarder dans des discussions inutiles.

- \* Premier exemple : Admettons que nous suivions la biomasse d'une algue ou du zooplancton. Si nous enregistrons des oscillations comme dans la figure 3a, nous ne pouvons pas dire que la droite est représentative de la moyenne, car d'un point à l'autre, des choses très différentes se passent du point de vue qualitatif ;
- \* Second exemple : Nous pouvons avoir plusieurs périodes avec des caractéristiques différentes (Figure 3b) : une première période caractérisée par de faibles fluctuations, suivie d'une période de transition forte, et de nouveau une période caractérisée par de faibles fluctuations.

Si le modèle en question exige qu'on utilise des moyennes, il est évident que, dans le cas de la figure 3b, il faudra se servir de deux valeurs. Considérons par exemple l'anchois du Pérou dont la population s'est effondrée en 1971 (Paul et Tsukayama, 1987). Dans cet exemple, la modélisation sur toute la période comprise entre les années 50 et 80 est impossible. Pour y parvenir, il est nécessaire de choisir des périodes compatibles avec les fluctuations observées de la biomasse et, dans de nombreux cas, il sera préférable de créer des modèles différents, compatibles avec chaque période (avant, pendant, après). Pour le



cas du Pérou, il convient de créer au moins un modèle correspondant à la période qui a précédé l'effondrement des pêches et un autre modèle correspondant à la période qui a suivi cet effondrement, comme montré plus loin. Pour le lac Victoria, on pourra imaginer un modèle pour la période précédant l'introduction de la perche du Nil, et un autre pour la période postérieure à son introduction (Moreau et coll., 1990).

Il est donc nécessaire de déterminer le ou les événements importants dans l'évolution d'un écosystème pour que la période considérée soit d'une durée appropriée. Celle-ci peut être établie sur plusieurs années ou sur une partie de l'année. Il est même possible de tout représenter dans un modèle ne considérant qu'un seul jour car, si l'on part de l'hypothèse de stabilité impliquée dans le modèle, l'équilibre existe même d'un jour à l'autre.

Enchaînant sur une autre considération où même s'il existe des tendances, dans le cas par exemple d'une variation de la biomasse, il est tout de même possible de traiter la période considérée comme si aucun changement n'avait eu lieu. Des erreurs plus ou moins conséquentes peuvent s'introduire au niveau des paramètres estimés. En général, pour des périodes courtes, l'erreur d'estimation du paramètre même est plus importante que la variation de sa valeur durant la période considérée (Figure 3C). Dans ce cas, même en présence d'une tendance à une variation temporelle, on peut envisager que cela n'aura pas grande incidence sur les paramètres d'un modèle équilibré.

## 4 LES MODELES EQUILIBRES DU TYPE ECOPATH (I et II)

### 4.1 Définitions

Les modèles de type ECOPATH dont le nom est proposé par Polovina (1984) consistent en un système d'équations linéaires et ont toujours sensiblement la même structure. Non seulement ils utilisent de façon pratiquement optimale les données dont on dispose (Ulanowicz, 1989).

L'équation de base qui s'applique à chaque compartiment du modèle, si l'on ignore les prises par pêche, est la suivante :

$$B_i * PB_i * EE_i = \sum_j QB_j * DC_{ij} \quad \dots 1)$$

Cette équation signifie que la biomasse d'un certain compartiment (i), multipliée par son rapport production sur biomasse  $PB^a$ ) et par un facteur appelé « rendement écotrophique » EE, donne un résultat égal à la somme ( ) des biomasses consommées par tous les prédateurs (j) du compartiment (i) multipliée par la consommation relative de nourriture QB de (j) et par la fraction que le compartiment (i) constitue dans le régime alimentaire de (j), ou  $DC_{ij}$ . Cette équation n'est vraie que s'il y a équilibre mais on se souviendra que ceci est notre hypothèse de départ.

a) Par souci d'homogénéité avec le reste de l'ouvrage, nous avons simplifié l'écriture de P/B et de Q/B qui deviennent ainsi PB et QB.

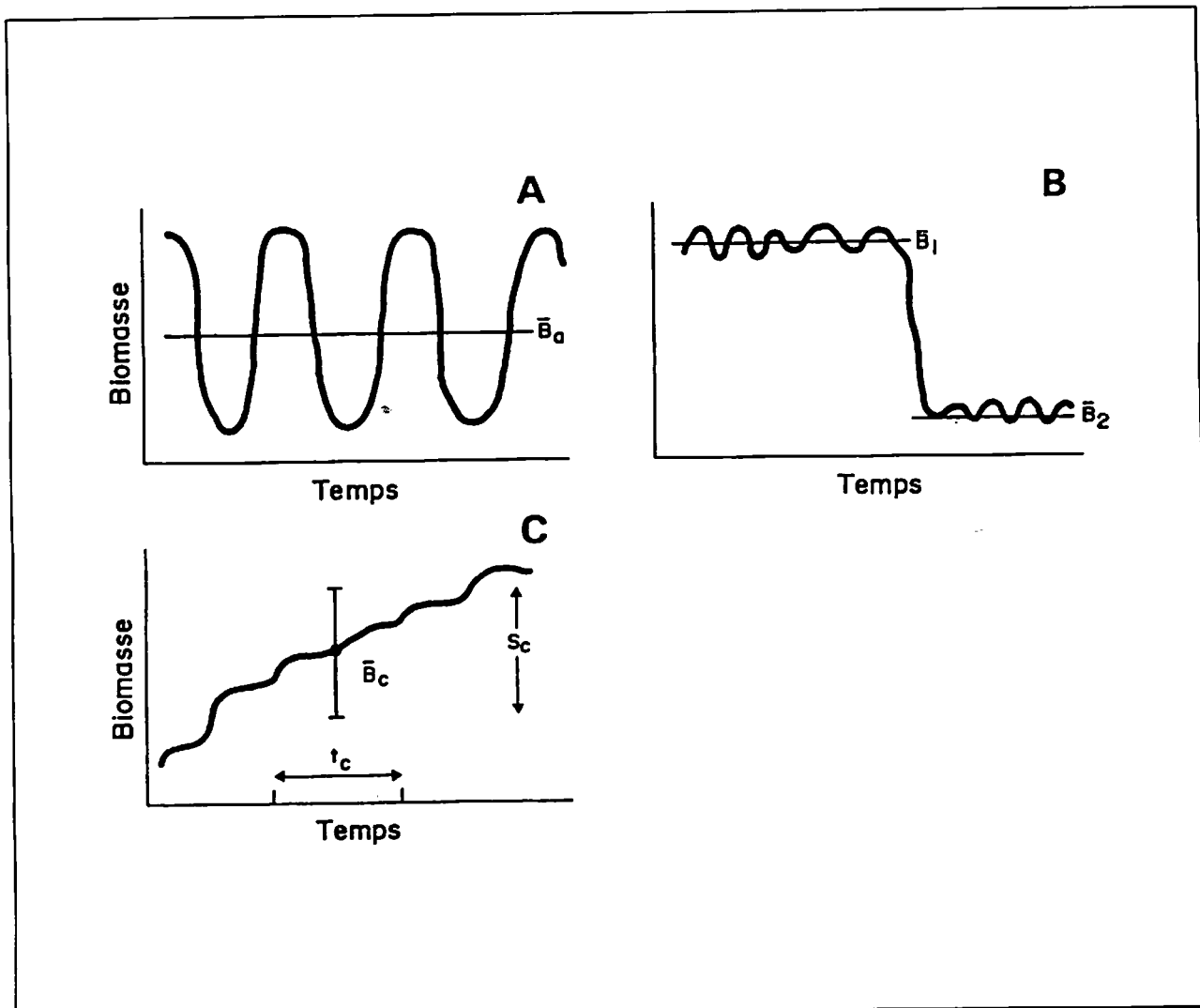


Fig. 3 Représentation schématique des évolutions possibles d'un écosystème :

A) Evolution importante et régulière (par exemple saisonnière) mal représentée par une valeur moyenne ( $B_a$ ).

B) Transition nette et rapide entre deux états d'équilibre successifs. Chacun doit être représenté par une valeur moyenne distincte ( $B_1$  et  $B_2$ ).

C) Exemple d'une biomasse qui n'atteint pas, sur une longue période, son état d'équilibre. Toutefois, sur une courte période ( $t_c$ ), elle peut être représentée par une moyenne ( $B_c$ ). En effet, celle-ci présente une erreur standard plus élevée que la variation de biomasse prévisible pendant l'intervalle  $t_c$ .

Un compartiment, dans un milieu pauvre en espèces, peut être réduit à une seule espèce : par exemple, un groupe de petits Cyprinidés représentés par le gardon qui s'alimente d'autres organismes et qui, à son tour, en nourrit d'autres. Une certaine homogénéité est nécessaire au sein de ce compartiment. En effet, il faut que la faune ou la flore existant au sein de ce compartiment présente des caractéristiques plus similaires entre elles qu'elle n'en aurait avec les éléments d'autres compartiments

(taille adulte, alimentation, paramètres de mortalité sensiblement les mêmes). Nous reviendrons sur ce problème d'agrégation au paragraphe 5.3.

$B_i$  est ici la biomasse du compartiment (i), exprimée en calories, joules, poids sec (avec ou sans cendres), sels nutritifs etc. Si nous nous servons d'une unité peu usuelle, nous aurons des problèmes de comparaison avec les modèles obtenus par d'autres groupes de recherches. Par exemple, si c'est le phosphore que l'on choisit comme unité, non seulement il sera nécessaire d'en connaître les valeurs pour tous les éléments du système, mais la comparaison ne sera possible qu'avec des modèles utilisant cette même unité. Il serait peut-être préférable – pour ceux qui s'intéressent particulièrement à certains sels nutritifs par exemple – de se servir de deux types d'unités, celle qui est spécifique à l'étude (par exemple la teneur en phosphore d'un lac particulier où il y a effectivement des apports de phosphore dont on veut étudier l'influence) et une unité plus généralisée, par exemple l'énergie (exprimée en joules ou sous forme de biomasse) dont se servent la plupart des collègues. Ceci permettra, par exemple, de comparer le modèle d'un récif corallien avec le modèle d'un lac, et avec celui d'un étang d'aquaculture.

#### 4.2 Le rapport PB

En situation d'équilibre, quand la croissance peut être représentée par l'équation de von Bertalanffy (1934, 1951) et lorsque la mortalité est décrite par une courbe exponentielle négative, le rapport Production/Biomasse PB est égal à la mortalité totale Z telle que la définissent les biologistes des pêches (Allen, 1971). Ces derniers utilisent pratiquement tous la courbe de von Bertalanffy en longueur, comme en poids (Figure 4) pour représenter la croissance des poissons (Postel, 1976 ; Laurec et Le Guen, 1981 ; Nauen, 1984 ; Moreau, 1987 ; Merona et coll., 1988), des crustacés (Garcia, 1984) et autres animaux aquatiques. Il est également possible de décrire la croissance du phytoplancton de la même manière (Figure 4c). On peut donc utiliser une courbe de ce type pour tout organisme (en exprimant au besoin la longueur ou le poids avec des unités appropriées, par exemple des poids secs ou des diamètres pour exprimer la taille de certains animaux ou plantes).

La mortalité de type exponentielle signifie qu'une fraction constante de la population présente disparaît par unité de temps (Figure 4d). Dans ce cas donc,  $PB = Z$ , sachant que  $Z = F + M$ , c'est-à-dire, que la mortalité totale Z est la somme de la mortalité par pêche F et de la mortalité naturelle M.

De nombreuses méthodes ont été mises au point par les biologistes halieutiques pour estimer Z et donc PB (Ricker, 1975 ; Postel, 1976 ; Laurec et Le Guen, 1981 ; Gulland, 1983 ; Pauly, 1984). Incidemment, la plupart de ces méthodes reposent sur l'hypothèse d'équilibre envisagée initialement.

C'est à ce point que l'on réalise que les grands débats autour de la validité de l'hypothèse de base sont, en fait, des dialogues de sourd car cette hypothèse se retrouve partout en dynamique des populations.

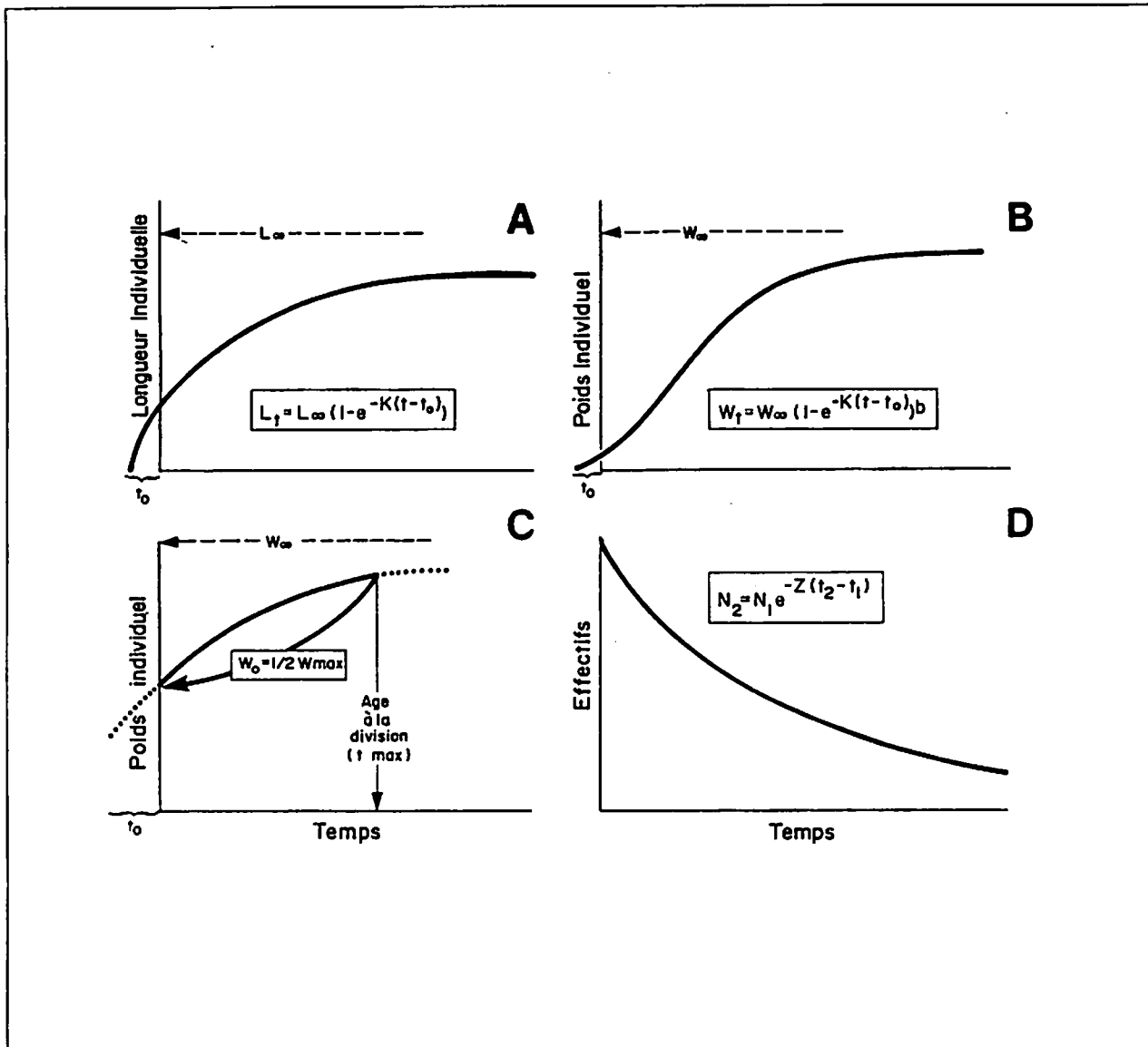


Fig. 4 Equations et courbes fondamentales utilisées en biologie des pêches et pour ECOPATH II :

- A) Courbe de croissance en longueur de von Bertalanffy ; on peut employer indifféremment la longueur d'un poisson, le diamètre d'un oursin, le rayon d'une étoile de mer, l'épaisseur d'un coquillage ou même la racine cubique du poids.
- B) Courbe de croissance pondérale de von Bertalanffy ; toute mesure du poids peut être employée : poids frais, poids sec, poids éviscéré, poids d'une certaine partie du corps et même le volume proportionnel au poids et mesuré, par exemple, par déplacement d'un liquide.
- C) La courbe de von Bertalanffy peut même être employée pour décrire la croissance pondérale individuelle d'une cellule du phytoplancton. En pareil cas,  $t_0$  est très élevé car le poids à la « naissance » ( $W_0$ ) est celui d'une nouvelle cellule, juste issue d'une mitose. Le poids final sera celui de cette même cellule juste avant sa propre division (adapté de Cousins, 1985).
- D) Courbe démographique exponentielle négative selon laquelle une fraction constante de la population meurt par unité de temps. Une telle démographie, jointe à une croissance décrite par l'équation de von Bertalanffy, permet d'admettre que  $Z = PB$  pour une population en équilibre (Allen, 1971).

### 4.3 Le rendement écotrophique EE

$EE_i$  est le rendement écotrophique, c'est-à-dire, la fraction de la production totale d'un compartiment (i) qui est consommée par tous ses prédateurs (consommateurs) au sein du système, ou exportée (ex : la pêche, ou les émigrations). Donc,  $1 - EE_i$  est la fraction de la production d'un compartiment qui s'en va dans le détritus<sup>a)</sup> ; elle n'est ni activement consommée (le détritus n'est pas un prédateur qui part à la recherche de victimes), ni exportée, car le détritus reste dans le système.  $EE$  lui-même est donc la fraction de la production que l'on ne retrouvera pas dans le détritus. Ceci est simple, mais l'estimation de  $EE$  est difficile (Ricker, 1968). Quand on construit un modèle de type ECOPATH,  $EE_i$  peut être estimé si tous les autres paramètres sont connus, c'est la fameuse prime de coopération.

### 4.4 La consommation de nourriture QB

Comme on le verra plus loin, la consommation de nourriture  $Q$  des différents éléments inclus dans un modèle ECOPATH conditionne largement les estimations de biomasse des proies présentes dans cet écosystème. Nous allons considérer la consommation annuelle relative de nourriture, c'est-à-dire, la quantité consommée par unité de biomasse  $QB$ . Seuls les poissons seront concernés ici car ils sont généralement les éléments principaux dans les modèles d'étude des écosystèmes aquatiques étudiés par les biologistes des pêches.

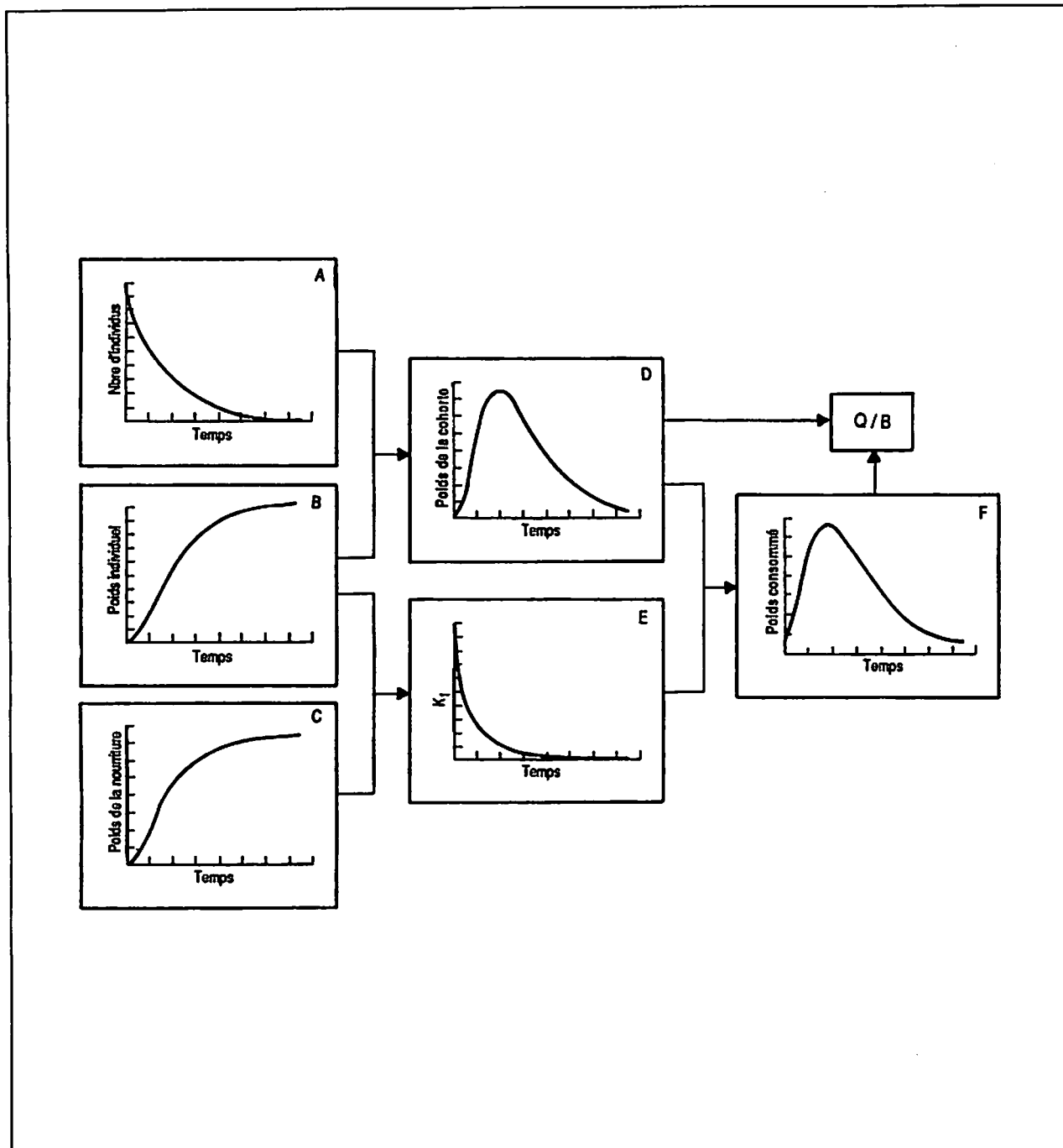
Dans une population en équilibre, il y a toujours plus d'individus jeunes que de poissons âgés. Connaissant  $Z$  (ou  $PB$ , ce qui revient au même), on peut donc simuler une structure d'âges et, la loi de croissance individuelle en poids étant également connue, obtenir une structure de biomasse par âge (Figure 5).

Le premier problème est donc d'estimer la ration. Il existe pour cela plusieurs méthodes (Mann, 1978) mais nous recommandons une démarche inspirée de l'analyse du cycle de 24 heures du contenu stomacal (Figure 6).

La seconde étape consiste à extrapoler une ou plusieurs estimations de la ration journalière, valable(s) seulement pour une ou certaines classes de tailles ou d'âges, à l'ensemble de la population équilibrée. Pour ce faire, il existe un modèle convivial (Pauly, 1986) qui a d'ailleurs été appliqué depuis à une grande quantité de populations de poissons des eaux tempérées et tropicales, notamment par Pauly et coll. (1989), Palomares et Pauly (1989) et Palomares (1991).

Ce modèle, incorporé dans le programme MAXIMS de Jarre et coll. (1990 ; voir aussi la figure 6), nécessite au moins une estimation de la ration journalière  $R_d$  ou du coefficient de transformation de la nourriture  $K_1$ . Ces deux paramètres sont reliés par l'équation :

a) Il existe, dans tout système, plusieurs sortes de détritus très différents les uns les autres ; pourtant, on utilisera ici le singulier car ECOPATH II ne tient compte que d'un compartiment pour ce que nous appelons ici le « détritus ».



**Fig. 5** Fonctions nécessaires à l'évaluation de la consommation relative de nourriture  $Q_B$  par une population. Tout est représenté en fonction de l'âge :

- A** Décroissance exponentielle d'un effectif sous l'effet de la mortalité totale  $Z$  ;
- B** Courbe de croissance de von Bertalanffy ;
- C** Augmentation de la ration individuelle journalière ;
- D** Evolution de la biomasse d'une courbe (produit du nombre d'individus par leur poids moyen) ;
- E** Diminution du coefficient de conversion ; et
- F** Consommation de nourriture par une population qui, rapportée à la biomasse, donne  $Q_B$ .

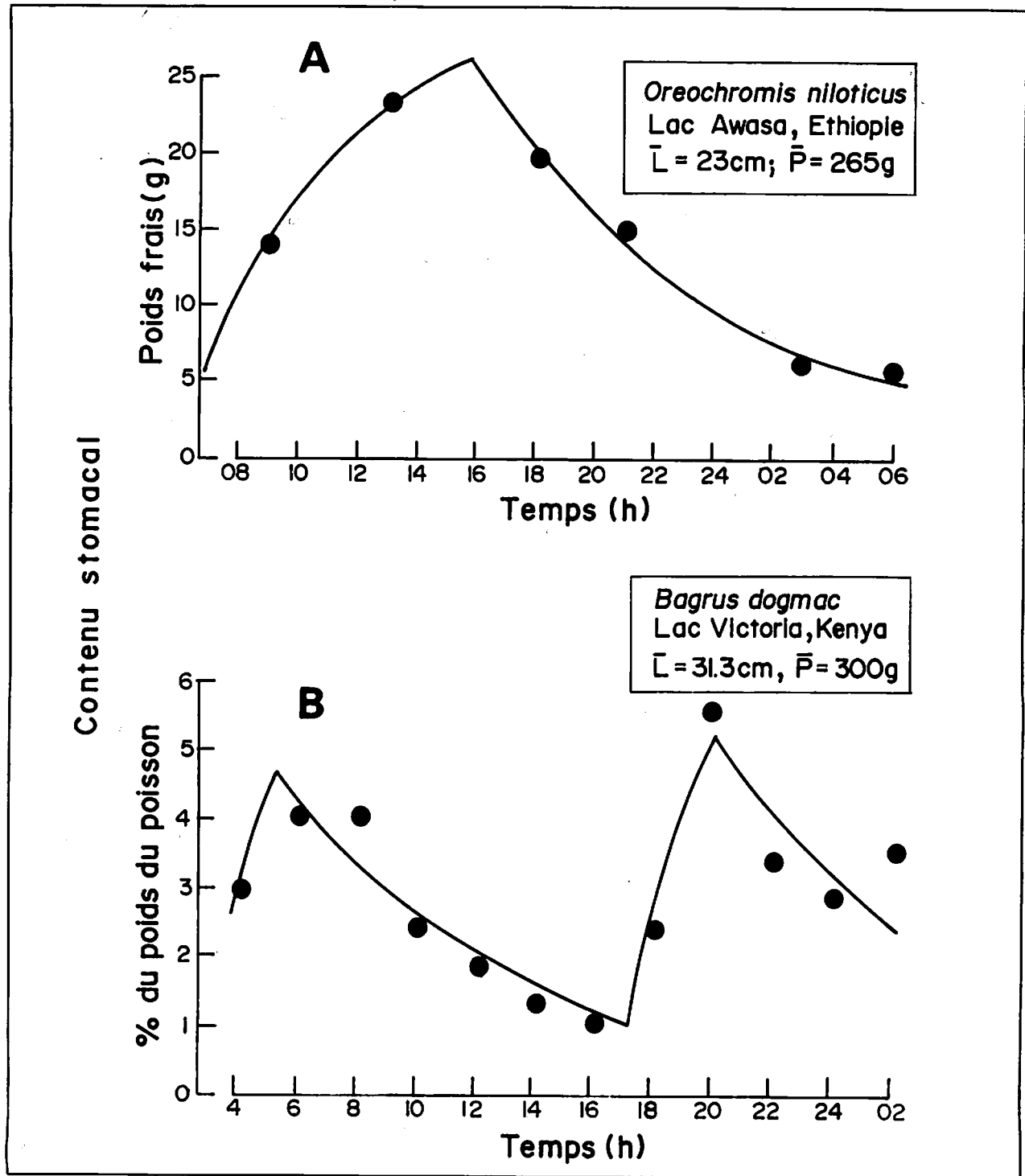


Fig. 6

Deux cycles de variations journalières du contenu stomacal de poissons africains (Palomares, 1991) ajustés à l'aide du logiciel MAXIMS (Jarre et coll., 1990) :

- A** *Oreochromis niloticus*, données originelles de Getachew (1987) ; on note une seule période d'alimentation par jour entre 7 et 16 heures.
- B** *Bagrus dogmac*, un poisson chat, données originelles de Okach et Dadzie (1988). On remarque deux périodes d'alimentation, à l'aube et au crépuscule, comme souvent chez les poissons carnassiers (Hobson et coll., 1981).

$$K_1 = \text{Croissance journalière/Rd} \quad \dots 2)$$

La croissance journalière peut avoir été obtenue en laboratoire ou en étang, ou résulter de la dérivation ( $dW/dt$ ) de l'équation de von Bertalanffy de croissance pondérale (Figure 5).

On démontre que l'équation (2) et celle de von Bertalanffy peuvent être reliées par l'intermédiaire de :

$$K_1(t) = 1 - (W(t)/W_\infty)^\beta \quad \dots 3)$$

ou  $\beta$  est un élément clé (à calculer) dans la transformation des valeurs de Rd en valeurs de QB (Silvert et Pauly, 1987).

En dépit de sa simplicité, ce modèle peut nécessiter des données difficiles à recueillir dans certains cas. C'est pourquoi, afin de faciliter l'emploi d'ECOPATH II, on a mis au point des modèles prédictifs de QB à partir de données elles-mêmes faciles à obtenir. L'un de ces modèles peut s'écrire ainsi :

$$\text{Ln}(QB) = -0.1775 - 0.2018 \cdot \text{Ln}(W_\infty) + 0.6121 \cdot \text{Ln}(T) + 0.5156 \cdot \text{Ln}(A) + 1.26 \cdot f \quad \dots 4)$$

Le logarithme népérien de différents paramètres est utilisé pour :

QB, la quantité recherchée (exprimée sur la base d'un an) ;

$W_\infty$ , le poids frais asymptotique (en g) pour la population étudiée ;

T, la température moyenne annuelle, en °C ;

A, un index destiné à rendre compte de l'activité des poissons.

On a :  $A = h^2/2$  (voir Document 7.1, p. 16). Naturellement, cet index ne s'applique qu'aux poissons se propulsant essentiellement avec la nageoire caudale (voir Aleev, 1969 ; Pauly, 1989a, 1989b, 1990 ; Jarre et coll., 1991).

Finalement, f (et non son Ln) rend compte du régime alimentaire :

f = 0 pour un carnivore, et f = 1 pour un herbivore.

#### 4.5 La composition du bol alimentaire DC<sub>ij</sub>

L'ensemble des valeurs de DC<sub>ij</sub> de l'équation (1) représente le régime alimentaire pour lequel il est nécessaire de réaliser une matrice. Cette dernière doit incorporer tous les éléments du modèle et ne peut incorporer que ceux-là (un animal ne peut manger autre chose que ce qu'il y a, ou ce qui a été importé dans un système). Pour l'ensemble de l'écosystème, on est ainsi en présence d'une série de compartiments reliés par la consommation. Ceux-ci sont numérotés (Figure 7) et l'on doit s'assurer qu'on a séparé correctement d'un côté les proies, de l'autre les prédateurs (et le détritit auquel tous les compartiments sont reliés).

La manière d'exprimer un bol alimentaire a fait longtemps l'objet de discussions (Hyne, 1950 ; Qasim, 1972 ; Hyslop, 1980 ; MacDonald et Green, 1983) ; ici, il faut utiliser les volumes, les poids ou l'énergie (joules ou calories), les différentes manières d'exprimer les quantités relatives ingérées étant en fait équivalentes (MacDonald et Green, 1983). En revanche, les données comme le pourcentage



Matrice des régimes alimentaires : OCEANSCS												
	Proies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	$\Sigma$
	Prédateurs											
1	Prédateurs du sommet	-	0.750	0.150	-	-	-	0.100	-	-	-	1
2	Nekton épipélagiques	-	-	0.100	-	-	-	0.400	0.100	0.400	-	1
3	Mésopélagiques	-	0.050	0.100	-	-	-	0.250	-	0.600	-	1
4	Bathypélagiques	-	-	-	0.150	-	0.050	0.200	-	-	0.600	1
5	Poissons benthiques	-	-	-	-	0.150	0.400	-	-	-	0.450	1
6	Benthos	-	-	-	-	-	0.050	-	-	-	0.950	1
7	Zooplancton	-	-	-	-	-	-	-	0.400	0.600	-	1
8	Phytoplancton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
9	Microzooplancton	-	-	-	-	-	-	-	1.000	-	-	1
10	Détritus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0

Fig. 7 Exemple de matrice des régimes alimentaires (mer de Chine méridionale, d'après Pauly et Christensen, 1992). Le régime des consommateurs est représenté par une série de fractions dont la somme est égale à 1. Par définition, le « régime » des producteurs primaires est nul.

d'occurrence d'un type de nourriture (proportion de poissons dans l'estomac desquels elle a été observée) ou le nombre de proies par estomac sont inutilisables dans le présent contexte. En outre, la fraction  $DC_{ij}$  rendant compte du cannibalisme doit rester faible ( $< 0.1$ ). Dans le cas contraire, la figure 8 montre comment procéder si nécessaire.

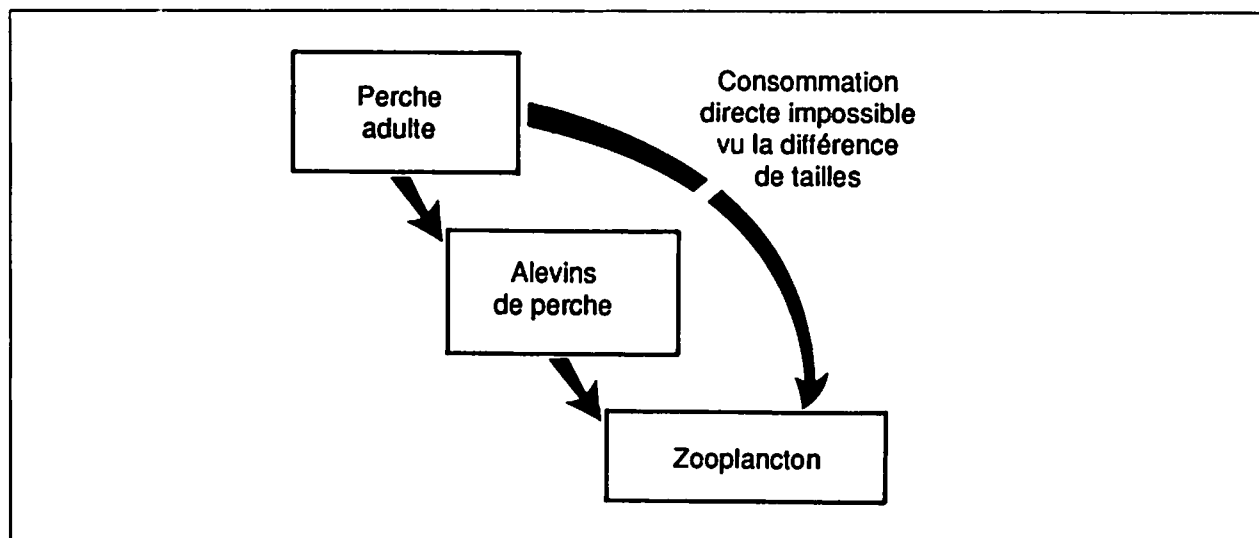


Fig. 8 Exemple de cannibalisme : dans de nombreux lacs d'Europe du Nord, les perches adultes (*Perca fluviatilis*) consomment leurs jeunes ; ces derniers se nourrissent de zooplancton (Craig, 1987). Les adultes peuvent survivre dans un environnement qui ne produit pas d'autre nourriture que du zooplancton qui ne leur est pas directement accessible. Pour employer ECOPATH II en pareil cas, il faut séparer les adultes et les jeunes en deux compartiments distincts.

La matrice ainsi obtenue doit incorporer tous les éléments considérés dans le modèle et les sommes doivent toujours être égales à 1 ou 0.

Comment s'assurer qu'une matrice est correcte ? C'est ici que le modèle prouve son utilité.

On peut commencer avec un tableau plus ou moins approximatif ; ensuite, on modifie peu à peu les données, surtout celles établies d'après des études qualitatives, jusqu'à obtention d'une matrice des régimes alimentaires qui permet d'équilibrer le modèle, connaissant par ailleurs les valeurs de B, PB, QB, etc.

A titre d'exemple, nous avons, dans le cas du Pérou, un grand nombre de prédateurs pour lesquels nous connaissions la consommation (ils consommaient beaucoup de sardines). Or, il ne paraissait pas y avoir assez de sardines dans le système pour satisfaire cette prédation ; les données disponibles pour estimer la production de sardines étaient établies d'après le produit de leur biomasse estimée par les méthodes acoustiques et de leur mortalité ( $PB = 0.5 \text{ an}^{-1}$ ). Soit les prédateurs de sardines n'avaient pas assez à manger et il fallait changer les valeurs de la matrice des régimes alimentaires (il leur fallait autre chose à manger) soit la production de sardines était trop basse.

En fait, la production évaluée pour les sardines était fautive ; leur mortalité Z ou PB était bien plus élevée qu'on ne l'avait pensé au départ. On ne voulait tout simplement pas admettre que des millions de sardines étaient vendues pour des anchois !

C'est ici-même que le modèle montre son utilité, car on peut se rendre compte de la compatibilité des valeurs dont disposent les différents chercheurs. D'une façon générale, il est recommandé que, pour toute matrice présentée, on fournisse les valeurs initialement employées, c'est-à-dire, estimées à partir de la littérature sur des bases qualitatives, et celles finalement retenues. Le lecteur pourra ainsi apprécier la crédibilité des valeurs finalement utilisées. Les différences constatées peuvent aussi donner une idée de la connaissance que l'on a du système : le modèle a-t-il construit le système ? Ou bien le modèle a-t-il été construit en assemblant, sans les casser, des « briques » préexistantes ?

L'expérience nous a montré que l'élaboration d'une matrice correcte des régimes alimentaires est la partie la plus délicate dans la constitution d'un modèle ECOPATH II, même en employant la démarche itérative évoquée ci-dessus. Ceci est surtout vrai pour la partie inférieure de la chaîne alimentaire où se trouvent des invertébrés qui ont été souvent peu étudiés (Opitz, 1991).

Ceci donne à réfléchir sur les possibilités d'amélioration de cette méthode itérative. Plusieurs voies peuvent être suggérées :

- 1) associer les informations qualitatives sur les contenus stomacaux et les connaissances anatomiques et/ou écologiques de l'espèce étudiée ;

- 2) utiliser une méthode « inverse » mathématiquement rigoureuse pour obtenir la matrice la plus simple qui soit compatible avec les valeurs chiffrées connues des valeurs de B, PB, QB, etc. ;
- 3) employer des réseaux neuronaux pour améliorer la qualité des estimations de DC<sub>ij</sub> obtenues par l'approche (1).

L'approche (1) suppose des postulats qualitatifs du type : « L'espèce (i) ne mangera pas (ou très peu) de la nourriture de type (j) en raison même de son anatomie (de Groot, 1971) ou de son écologie (Opitz, 1991) ». Ainsi, plusieurs valeurs nulles peuvent être, légitimement, incorporées dans la matrice, réduisant ainsi d'autant le nombre d'inconnues. Alors, les informations qualitatives du type « les vers sont omniprésents » ou « les crustacés sont fréquents » ou encore, « les petits poissons sont occasionnels », peuvent être transformées en valeurs chiffrées préliminaires en utilisant des éléments de « logique floue » (Dubois et Prade, 1991), qui peut être comparée à une forme « systématisée » de bon sens ou des démarches similaires (Opitz, 1991).

La méthode proposée en (2) est exposée par Vezina et Platt (1988) ; elle n'a jamais été employée dans le contexte d'ECOPATH II mais cela serait tout à fait possible.

Les réseaux neuronaux évoqués au point (3) semblent ce qu'il y aurait de plus approprié pour combler les vides dans la matrice des régimes alimentaires. Nous sommes à la recherche de coopération avec des spécialistes susceptibles de nous aider à développer un programme adéquat destiné à être incorporé dans une version future d'ECOPATH II.

#### 4.6 Exemple d'application : l'écosystème pélagique du Pérou

La figure 9 présente quatre modèles de relations trophiques pour la zone pélagique du Pérou, caractérisée par un upwelling.

Les modèles A et B ont été adaptés de Walsh (1981) et doivent être considérés comme des hypothèses sur la structure et la taille de ce système avant (A) et après (B) l'effondrement des populations d'anchois du Pérou au début des années 70 (Pauly et Tsukayama, 1987 ; Cury, 1988 ; Pauly et coll., 1989). On constate que l'interprétation de Walsh indique une réduction de la consommation de nourriture des anchois et des prises de la pêche aux anchois (*Engraulis ringens*) par un facteur égal à 30 ! Ceci suppose qu'une grande quantité de phytoplancton est inutilisée et dont exportée sous forme de sédiments.

Notre interprétation des mêmes événements (l'effondrement des pêcheries d'anchois) avec ECOPATH II est moins radicale. Pendant la période considérée, nous constatons une diminution de la biomasse des anchois par un facteur de 2.8 seulement, ce qui suppose un impact bien plus faible sur les processus de sédimentation (voir aussi Chavez et coll., 1989). Par ailleurs, nous mettons en évidence un changement important dans la forme de la pyramide trophique de

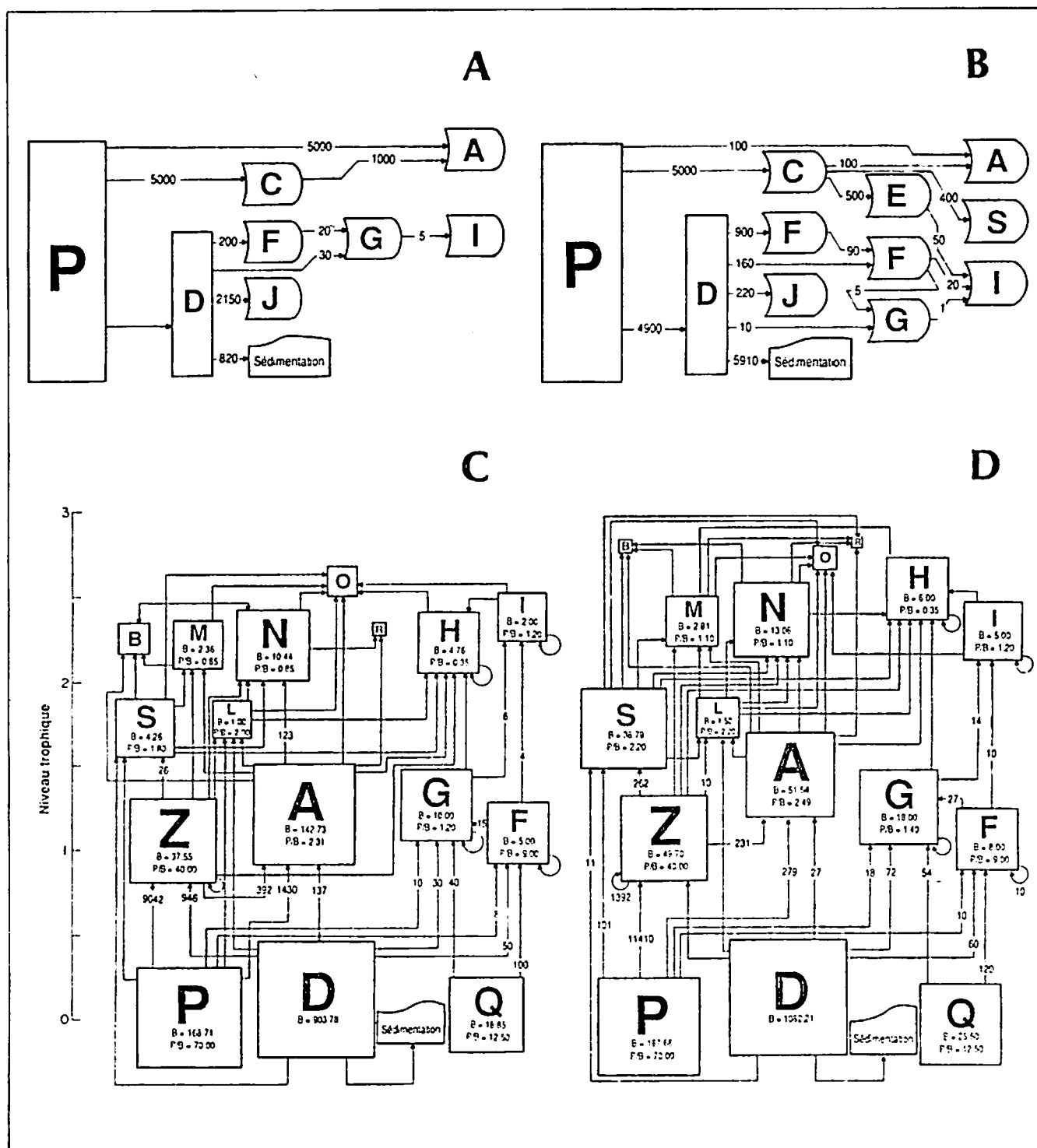


Fig. 9 Modèles décrivant les relations trophiques dans l'écosystème pélagique péruvien ; panneaux supérieurs (A et B) : modèles de Walsh (1981) ; panneaux inférieurs (C et D) : modèles de Jarre et coll. (1991) ; panneaux de gauche : avant l'effondrement des pêcheries d'anchois ; panneaux de droite : après l'effondrement des pêcheries d'anchois survenu au début des années 1970. Les captures, les flux mineurs et les flux respiratoires ainsi que les retours au détrit ont été omis pour plus de clarté. Tous les flux sont en poids frais (tonnes  $\text{km}^{-2}\text{an}^{-1}$ ) ; les valeurs originelles de Walsh (exprimées en carbone) ont été multipliées par 10 pour les besoins de la comparaison. Sur les panneaux inférieurs, la surface de chaque carré est proportionnelle au logarithme de la biomasse qu'il représente.

Légendes : A = Anchois (*Engraulis ringens*), B = Bonite (*Sarda chiliensis*), C = Copépodes, D = Ensemble du détrit, E = Euphausiacés, F = Meio/microbenthos, G = Macrobenthos, H = Merlus (*Merluccius gayi*), I = Poissons démersaux, J = Bacterioplancton. L = Poissons pélagiques divers, M = Maquereaux (*Scomber japonicus*), N = Chinchards (*Trachurus murphyi*), O = Oiseaux, P = Phytoplancton (producteurs primaires), Q = Algues benthiques (producteurs primaires), R = Mammifères marins (otaries, phoques, cétacés divers), S = Sardines espagnoles (*Sardinops sagax*), Z = Zooplancton.

l'écosystème péruvien comme montré dans les figures 9C et 10D, et plus spécialement dans les pyramides du document 15.4a, p. 67 où sont comparés plusieurs écosystèmes analysés avec ECOPATH II. Cet exemple montre bien comment ECOPATH II peut être utilisé pour vérifier des hypothèses sur la structure et les flux à l'intérieur des écosystèmes.

## 5. ANALYSES DES RESEAUX DE FLUX

### 5.1 Définitions

ECOPATH II se distingue d'ECOPATH I développé par J.J. Polovina par deux caractéristiques essentielles :

- 1) tous les éléments de l'équation (1) peuvent être calculés et non plus seulement les biomasses ; la méthode d'estimation est plus robuste (Mackay, 1981) et les messages qui apparaissent à l'écran apportent une meilleure assistance à l'utilisateur.
- 2) les réseaux de flux ainsi estimés sont :
  - a) analysés selon la théorie d'Ulanowicz (1986) ; et
  - b) utilisés pour calculer plusieurs indices permettant de mieux comprendre la structure de l'écosystème.

Le point 1 a déjà été évoqué en détails.

L'étude des réseaux de flux estimés par ECOPATH (point 2a) a été entreprise par Pauly et coll. (1992) qui ont incorporé, pour ce faire, un programme figurant en annexe de l'ouvrage d'Ulanowicz (1986). Une première application est décrite par Pauly (1987).

Le point 2b a été aussi réalisé par Pauly et coll. (1992) qui ont inclus, à cette fin, le calcul de l'index de sélectivité d'Ivlev (1961) dans une formulation permettant son emploi avec des biomasses (Parsons et LeBasseur 1970). En outre, Pauly et coll. (1992) proposent le calcul d'un nouvel indice, l'indice d'omnivorie. Ces indices, et quelques autres également nouveaux, ont été incorporés dans les versions les plus récentes d'ECOPATH II (voir Section 12 du manuel, particulièrement le document 12.6, p. 49).

La théorie d'Ulanowicz (1986) est également un élément essentiel d'ECOPATH II, même si des développements récents (Ulanowicz et Norden, 1991) l'ont légèrement modifiée.

### 5.2 La théorie d'Ulanowicz

Cette théorie est bâtie autour du concept d'Ascendance qui est le produit de deux quantités exprimant la taille (« Growth ») et la structure (« Development ») d'un

écosystème ; d'où le titre de l'ouvrage d'Ulanowicz (1986) ; voir aussi l'annexe 2 du manuel, page 80-81.

Du point de vue dynamique, la taille d'un écosystème est limitée par les apports, notamment des producteurs primaires, sous forme de biomasse consommable. Par conséquent, seuls les écosystèmes qui peuvent « capturer » des apports venus d'écosystèmes adjacents pourront grandir et évoluer (Figure 10 A à C).

Dans la théorie d'Ulanowicz, la « taille » d'un écosystème est exprimée par la somme de tous les flux dans cet écosystème (Transferts totaux, en anglais « Total Throughputs »). La dimension est celle de l'unité dans laquelle le modèle a été construit : par exemple des tonnes  $\text{km}^{-1}\text{an}^{-1}$ .

La structure (ou « Développement ») d'un écosystème est exprimée par l'« information mutuelle moyenne » véhiculée dans la distribution des flux entre les compartiments du modèle. Ce concept est exposé dans la Section 15 du manuel. Ici, il est illustré par la figure 10 où l'on présente quatre chaînes trophiques hypothétiques caractérisées par différents niveaux d'échange d'informations.

Sur la figure 10A, il s'agit d'une chaîne trophique linéaire où chaque branchement, partant d'une boîte pour arriver à une autre, contient en totalité l'identification (ou l'information sur) la boîte vers laquelle il est dirigé. En pareil cas, seuls les flux associés aux importations et aux exportations occasionnent des pertes d'information. Dans le premier cas, on ignore d'où vient le flux ; dans le second cas, on ignore où il va. Une chaîne trophique linéaire comme celle de la figure 10A est extrêmement fragile, même si elle contient beaucoup d'informations. Il suffit que l'un des éléments inférieurs diminue fortement ou disparaisse pour que le système entier fasse de même. A l'échelle de temps de l'évolution, un tel système ne peut subsister longtemps.

Comme le montre la figure 10B, une manière possible de rendre plus stable une chaîne trophique linéaire est d'ajouter des branchements entre les boîtes mais cela réduit l'information contenue dans les flux ; en effet, au départ d'une boîte, le flux est dirigé vers plusieurs boîtes. De plus, la taille du système n'est pas augmentée car il ne dépend toujours que d'une seule source d'apport.

Sur la figure 10C, on présente une chaîne trophique linéaire qui a capturé une chaîne voisine à l'aide d'un cycle. Cette situation rend compte d'un réel progrès car la taille de l'écosystème augmente ; en effet, il bénéficie d'une seconde source d'apports et ne perd que très peu d'informations.

Ces considérations peuvent paraître très éloignées de la réalité ; pourtant, de nombreuses chaînes alimentaires présentent de tels cycles souvent décrits comme des « triangles » (Jones, 1982 ; Pauly et Mathews, 1986). Le processus de « capture », qui ne se conçoit qu'à l'échelle de temps de l'évolution, peut être illustré par l'exemple suivant :

Imaginons un écosystème insulaire « égoïste » qui produit des plantes à poisons violents, toutefois inoffensifs pour les herbivores endémiques. L'ascendance de cet écosystème terrestre ne peut être que limitée dans la mesure où les sels nutritifs de

cette île vont progressivement diminuer et que la plus grande partie de sa biomasse ne sera alors constituée que par quelques arbres rabougris et à moitié empoisonnés. Cette île est en compétition avec d'autres îles (parce que tous les systèmes biologiques sont en compétition les uns avec les autres). Imaginons, près de cette île, des passages d'oiseaux migrateurs auxquels il faudra offrir quelque chose (des plantes non empoisonnées) pour qu'ils fassent escale. S'ils reçoivent effectivement une nourriture adéquate, les oiseaux s'arrêteront et fourniront leur fèces et l'île capturera ainsi une partie des sels minéraux captés et véhiculés par les oiseaux. Elle augmentera son ascendance en capturant un cycle adjacent.

La figure 10D, enfin, présente (à titre d'illustration seulement) un système qui ne peut fonctionner du point de vue de la thermodynamique et où tous les compartiments sont reliés par des flux identiques. En pareil cas, le réseau de flux ne contient aucune information mutuelle ; en effet, sachant qu'un flux quitte une boîte, il n'y a aucun moyen de savoir où il va. L'ascendance d'un tel système est alors nulle puisqu'elle se définit par :

$$\text{Ascendance} = \text{Transferts totaux} * \text{Information mutuelle moyenne partagée} \quad \dots 5)$$

Le lecteur est invité à retourner à la Section 15 du manuel et à lire les références originelles pour compléter son information sur cette théorie. Ceci est indispensable pour comprendre les résultats donnés par ECOPATH II en application de cette théorie.

### 5.3 Les problèmes d'agrégation et de regroupement

Il est évident que la construction d'un modèle est très liée au problème de l'agrégation. En écologie, cela veut généralement dire identifier et rassembler au sein de chaque groupe des espèces qui ont la même taille et le même régime alimentaire, jouant ainsi le même rôle écologique. La théorie d'Ulanowicz permet d'avancer dans la résolution de ce problème que certains pensent insoluble. Un programme adéquat est intégré à ECOPATH II (voir Section 16 du manuel).

Ainsi, à partir d'un nombre N de groupes, on peut décider d'en regrouper deux et de n'avoir plus que N-1 groupes. Le programme effectue pour cela tous les appariements possibles des différents groupes et ne retient comme valable que la paire dont la création ne diminue pas les transferts totaux et minimise la perte d'ascendance. On peut décider de renouveler l'opération et de diminuer ainsi progressivement le nombre de groupes.

Par exemple, partant de l'écosystème de la mer de Chine méridionale, le document 16.1 (p. 76) montre les variations de l'ascendance au fur et à mesure de regroupements successifs par paire. A ce sujet, on peut faire les remarques générales suivantes :

- 1) le graphique montrant les regroupements successifs ressemble aux dendogrammes résultant des analyses multidimensionnelles (Daget, 1979) ;
- 2) les premières boîtes qui ont été associées sont souvent celles qui présentent :

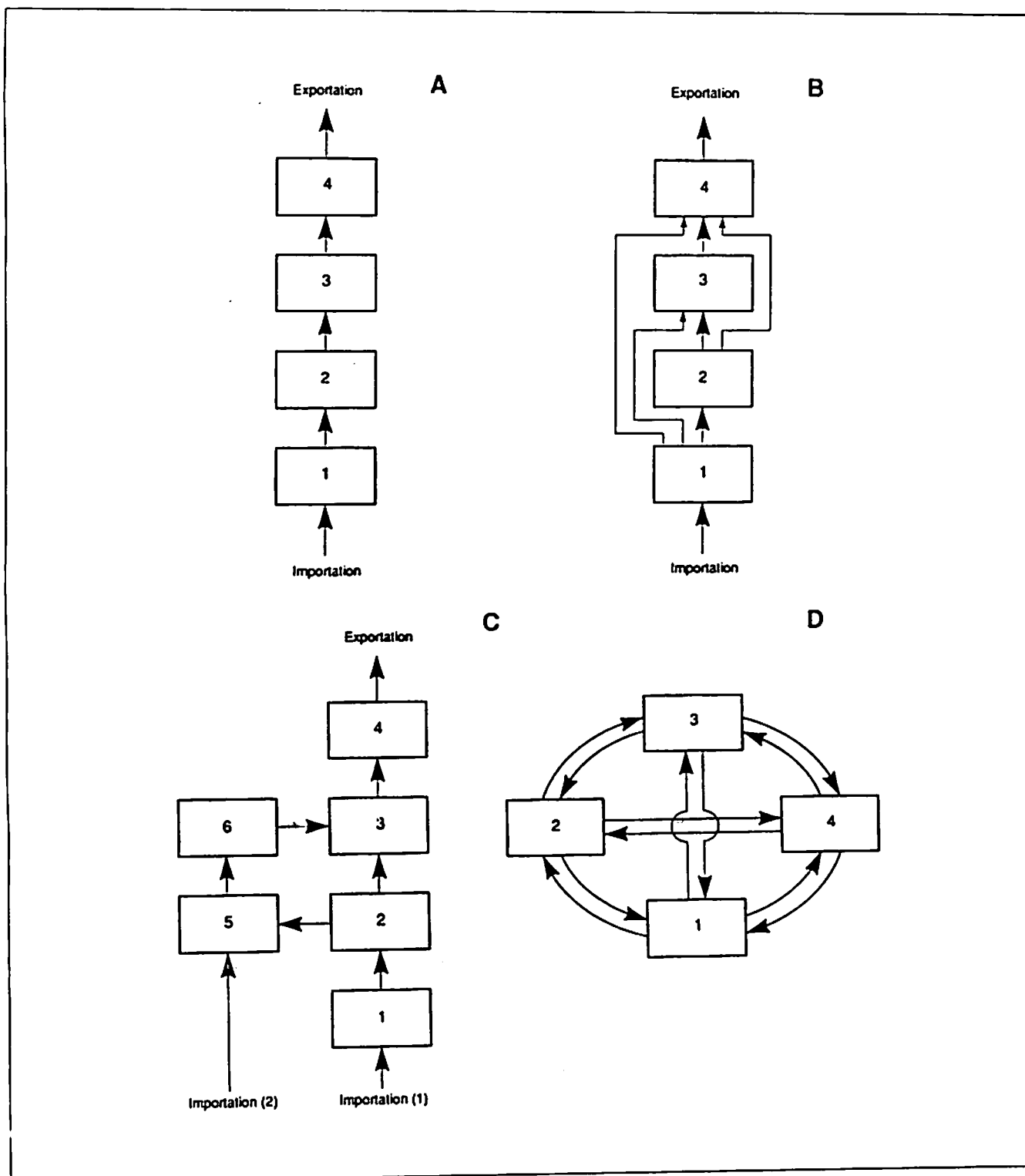


Fig. 10 Réseaux trophiques hypothétiques destinés à illustrer la théorie d'Ulanowicz sur les réseaux trophiques : A : Chaîne trophique « linéaire » dans laquelle la position de chaque branchement est parfaitement définie quand les flux correspondants sont tous différents les uns des autres. Un tel écosystème serait extrêmement fragile : il disparaîtrait si un seulement des niveaux inférieurs était fortement réduit (par une exploitation humaine par exemple). B : Chaîne encore linéaire mais dans laquelle des « redondances » ont été ajoutées. Le système se trouve ainsi protégé contre un déclin ou une disparition d'un niveau inférieur mais il ne peut pas se développer car il dépend toujours d'une seule source d'énergie. C : La chaîne alimentaire représentée en A a « capturé » un cycle (compartiments 2, 5, 6, 3) y compris sa propre source d'énergie. Cela permet un grand développement du système et ne coûte ou n'occasionne que peu de redondance. D : Chaîne alimentaire cyclique présentant des échanges identiques entre les compartiments (ce qui ne peut arriver pour des raisons thermodynamiques). Le fait de connaître le flux associé à l'un quelconque de ces branchements n'apportera aucune information sur la structure de l'écosystème. En effet, chaque branchement pourrait associer tous les compartiments deux par deux.



- a) de faibles transferts totaux ;
- b) le même niveau trophique ; et qui
- c) sont au sommet du réseau trophique.

Le point (a) est évident d'après l'équation (5). En effet, l'ascendance totale d'un système est largement déterminée par les flux importants survenant à la partie inférieure de la chaîne trophique. Ceci explique aussi le point (c).

Le point (b) est également facile à expliquer car, par définition, la plupart des flux sont « verticaux » : ils ont lieu entre différents niveaux trophiques. Il est rare d'avoir d'importants flux horizontaux entre des boîtes de niveaux trophiques similaires.

Au contraire, beaucoup d'informations et donc de l'ascendance, sont perdues lorsque l'on regroupe des boîtes ayant des niveaux trophiques différents. Ceci est incidemment une bonne raison pour éviter de constituer des boîtes avec fort cannibalisme, comme déjà suggéré au paragraphe 4.5 et sur la figure 8.

Enfin et surtout, le programme proposé par Ulanowicz (1986) fait appel à des notions intuitives qui ne sont pas en contradiction avec la biologie. Cependant, les regroupements ainsi effectués ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux que l'on obtiendrait par des analyses multidimensionnelles ou ceux réalisés à partir sur des connaissances biologiques (Figure 11). Ceci est particulièrement vrai dans la mesure où la morphologie et d'autres caractéristiques biologiques, alors prises en compte, tendront à séparer les poissons et les invertébrés même s'ils jouent le même rôle écologique évalué en terme de transferts totaux et de leur position dans un réseau trophique (Opitz, 1991).

Pour faciliter des recherches comparatives sur les différentes méthodes d'agrégations comme celles effectuées par Opitz (1991), un programme a été inclus dans ECOPATH II pour associer n'importe quelle paire de boîtes choisie par l'utilisateur, indépendamment de l'influence possible de ce regroupement sur l'ascendance (voir Section 16.2 du manuel).

Ceci permet éventuellement de retenir, dans des modèles où ont eu lieu d'importants regroupements, des compartiments représentant des biomasses faibles, mais d'un intérêt particulier. Ainsi, par exemple, une population d'esturgeon produisant du caviar pourra être séparée des autres espèces benthophages de moindre valeur économique dans un modèle d'étude de la mer Caspienne. A l'aide de ce programme, on pourra aussi rechercher les effets des regroupements ou des séparations en différentes boîtes de groupes présentant des transferts totaux élevés comme le détritux ou les bactéries qui lui sont associées.

Toutefois, ce programme d'agrégation a tendance à regrouper les poissons qui sont généralement à des niveaux élevés du réseau trophique et donc à masquer certaines espèces – précisément celles qui sont les plus intéressantes pour les biologistes des pêches ! On peut éviter ceci en utilisant, dans l'élaboration du modèle, une unité : l'énergie (avec m) dont la valeur, toutes choses égales par ailleurs, ne



varie pas avec le niveau trophique (Odum, 1988). L'idée sous-jacente est qu'une calorie de thon a plus de « valeur écologique » qu'une calorie de phytoplancton. Nous serons amenés à continuer plus tard notre réflexion sur ce sujet.

Nous souhaiterions mentionner aussi un problème très lié à celui de l'agrégation au sein d'un écosystème même s'il est, par essence-même, différent : celui de la séparation des écosystèmes ou de l'identification de sous-systèmes au sein d'un écosystème plus large.

La règle générale en la matière est que les transferts entre deux compartiments quelconques d'un écosystème doivent être plus importants que les transferts (importations et exportations) entre le système lui-même et tout système adjacent. Cette règle est très similaire à la définition que l'on donne habituellement d'un organisme.

Identifier des frontières précises entre deux écosystèmes adjacents est très important au niveau théorique car les valeurs de tous les indices exprimant les propriétés d'un écosystème seront fonction de ce qui y est inclus. Des limites nettes entre écosystèmes adjacents sont aussi importantes du point de vue pratique ; en effet, les biomasses, les valeurs de PB, QB, etc., sont plus faciles à évaluer que les exportations ou les importations vers un écosystème.

Ce problème de stratification spatiale, qui est aussi un problème indirectement lié à la stratification temporelle entre les modèles, est discuté en détail dans Pauly et Christensen (1992) à l'occasion de l'étude d'un grand écosystème marin : la mer de Chine méridionale ( $3.5 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ ). La modélisation a été réalisée à l'aide de 10 modèles ECOPATH II reliés les uns aux autres et représentant autant de sous-systèmes : mangroves, estuaires, récifs littoraux, récifs en eau profonde, plateau continental, zone pélagique, etc.

## 6 DISCUSSION

Jusqu'à présent, nous avons cherché à exposer les possibilités offertes par la construction de modèles équilibrés de relations trophiques. Notre but était aussi de montrer que bien des objections à la construction de tels modèles viennent d'idées inexactes sur ce que ces modèles sont, et sur les difficultés que présente leur réalisation, la plupart d'entre elles pouvant être surmontées des logiciels comme ECOPATH II.

Les problèmes posés par les regroupements spatiaux, temporels ou taxonomiques nécessités par de tels modèles s'avèrent, à l'expérience, faciles à résoudre.

La collecte des données nécessaires, souvent perçues par les chercheurs comme l'obstacle majeur à la construction de modèles, est largement facilitée par le recours à la littérature, aux informations non publiées et aux bases de données informatisées comme l'Aquatic Sciences and Fisheries Abstract (ASFA) ou FISHBASE, une base de données en cours d'élaboration et spécialement conçue pour des études comparatives sur les populations de poissons (Pauly et Froese, 1991 ; Palomares et coll., 1991).

Cependant, un logiciel comme ECOPATH II ne peut prétendre résoudre tous les problèmes de modélisation que peut se poser un biologiste des pêches ou un spécialiste d'écologie aquatique. En particulier, l'absence de la variable « temps » ne permet pas à l'utilisateur d'obtenir de réponse directe à une question du type « Qu'arriverait-il si... ? ». Par exemple, on peut se demander ce que deviendrait un réseau trophique si les prédateurs, actuellement non exploités, étaient soumis à la pêche.

Un autre exemple de question est « Quelle serait, sur un récif corallien, l'influence d'une pollution qui amènerait une réduction du recrutement et, de là, une diminution de la biomasse de certains groupes de poissons ? ».

En réalité, il existe bien une méthode pour répondre à de telles questions dans le cadre de modèles de relations trophiques (voir Section 15.4 du manuel). Toutefois, dans la majorité des cas, l'hypothèse de base de cette méthode (l'absence de changement dans la matrice des régimes alimentaires) ne sera pas réalisée, ce qui peut induire en erreur les utilisateurs potentiels non avertis.

Il faut cependant dire que, à l'opinion de ceux qui l'ont employé et ont réfléchi sur son fonctionnement (par exemple Moreau et Nyakageni, 1988), ECOPATH II est un outil d'une grande simplicité dans sa conception ; en outre, il offre de vastes possibilités d'intégrer et donc de valoriser des données hétérogènes et dispersées venues des observations des biologistes des pêches et des écologistes aquatiques. Ceci compense largement les limites d'emplois évoquées plus haut. C'est d'ailleurs pourquoi ECOPATH II suscite beaucoup d'intérêt, un peu partout dans le monde.

Le succès d'ECOPATH est tel que l'auteur et Villy Christensen ont organisé une session à Copenhague (octobre 1990) à l'occasion de la réunion annuelle du Conseil international pour l'exploitation de la mer (CIEM). Plus de 40 modèles de type ECOPATH ont été présentés par des auteurs de différents pays, y compris des pays en développement. Pour la première fois, ces derniers se sont trouvés majoritaires dans une réunion scientifique consacrée aux modèles plurispécifiques (Christensen et Pauly, 1992).

Depuis la réunion de Copenhague, de nombreux modèles ECOPATH ont été réalisés et publiés ou sont sur le point de l'être ; les grands lacs africains ont pratiquement tous été décrits. Le bassin amazonien a également été étudié et un cours sur l'emploi d'ECOPATH a été donné au Brésil. Ces modèles ont permis de décrire des récifs coralliens (Opitz, 1991) et plusieurs écosystèmes marins du sud de golf du Mexique et de la région du Sud-Est asiatique.

## 7 CONCLUSION

L'auteur et Villy Christensen, tous deux basés à l'ICLARM à Manille, sont prêts à aider tous leurs collègues qui, à travers le monde, souhaiteront utiliser cette approche dans l'étude de leurs écosystèmes, et à mettre au point des programmes susceptibles de résoudre les problèmes rencontrés par les utilisateurs d'ECOPATH II. Ils sont en effet persuadés que, utilisé avec discernement, ECOPATH sera, dans l'avenir, un facteur de circulation et d'échanges d'informations entre des individus, des laboratoires ou des institutions qui, actuellement, restent isolés ou sous-utilisent les informations scientifiques dont ils disposent.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aleev, Y.G. 1969. Function and gross morphology in fish. Akad. Nauk SSSR/Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. 268 p.
- Allen, R.R. 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.* 28:1573-1581.
- Andersen, K.P. et E. Ursin. 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Medd. Daanm. Fisk. Havunders (N.S.)* 7:319-435.
- Antoine, L., P. Arzel, A. Laurec et E. Morize. 1979. La croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* (L.)) dans les divers gisements français. *Rapp. P.-v. Réun. CIEM* 175:85-90.
- Baird, D. et R.E. Ulanowicz. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol. Monogr.* 59(4):329-364.
- Baranov, F.I. 1914. The capture of fish by gillnets. *Mater. Poznaniyu Russ. Rybolovstva* 3(6):56-99. (in Russian).
- Bertalanffy, L. von. 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeiten des Wachstums I. *Roux' Arch. Entwicklungsmech.* 131: 613-652.
- Bertalanffy, L. von. 1951. *Theoretische Biologie. Zweiter Band: Stoffwechsel, Wachstum.* A. Franke A.G. Verlag, Bern.
- Beverton, R.J.H. et S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish Invest. Ser. II. Vol. 19,* 533 p.
- Chan, E.H. et H.C. Liew. 1986. A study on tropical demersal species (Malaysia). Report to IDRC/3-A-83-1905/ Singapore, 64 p.
- Chapman, D.W. 1968. Production, p. 182-196. *In* W.E. Ricker (éd.) *Methods for assessment of fish production in fresh water.* IBP Handbook No. 3. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Chesson, J., 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology* 64(5): 1297-1304.
- Christensen V. 1990. The ECOPATH II software or how we can gain from working together. *Naga, ICLARM Q.* 13(2):9-10.
- Christensen, V. et D. Pauly. 1992a. ECOPATH II - A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Modelling* 61:169-185.
- Christensen, V. et D. Pauly, éd. 1992b. *Trophic models of aquatic ecosystems.* ICLARM Conf. Proc. 26. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines ; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM), Copenhague, Danemark ; et l'Agence danoise pour le développement international (DANIDA). (sous presse).
- Cousins, S.H. 1985. The trophic continuum in marine ecosystems: structure and equations for a predictive model, p. 76-93. *In* R.E. Ulanowicz et T. Platt (éd.) *Ecosystem theory for biological oceanography.* Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 213.
- Craig, J.F. 1987. *The biology of perch and related fishes.* Croom Helm Ltd, Beckenham. 333 p.
- Cury, P. 1988. Pressions sélectives et nouveautés évolutives: une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1099-1107.
- Daget J. 1979. *Les modèles mathématiques en écologie.* Masson Paris. 172 p.
- Dubois, D. et H. Prade. 1991. Les logiques du flou et du très possible. *La Recherche* N237:1306-1313.
- FAO. 1981. *Atlas des ressources biologiques des mers.* FAO Fish. Ser. 15. FAO, Rome, Italie.
- Finn, J.T., 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *† Theor. Biol.* 56: 363-380.
- ✓ Froese, R. 1990. FISHBASE: an information system to support fisheries and aquaculture research. *Fishbyte* 8(3):21-24.
- ✓ Froese, R. 1991. Progress report on FISHBASE, the global biological database on living aquatic resources. *ICES C.M.* 1991/L:8 Ref. F+G+H. 11 p.

- Garcia, S. 1984. Modélisation et exploitation rationnelle des stocks de corail précieux: une première approche. p. 109-121. In D. Charbonnier et S. Garcia (éds.) Rapport sur la consultation technique du CGPM sur les ressources de corail rouge de la Méditerranée orientale et leur exploitation rationnelle. FAO Rapport sur Les Pêches (306).
- Garcia, S. et Le Reste L. 1981. Cycles vitaux, dynamique, exploitation et aménagement des stocks de crevettes pénaécides côtières. FAO Doc. Tech. Pêches 203, 210 p.
- Gayanilo, F.C. Jr., M. Soriano et D. Pauly. 1989. A draft guide to the Compleat ELEFAN. ICLARM Software 2, 70 p. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines.
- Getachew, T. 1987. Food, nutrition and digestive efficiency in *Oreochromis niloticus* Linn. (Pisces: Cichlidae) in Lake Awasa, Ethiopia. University of Waterloo, Ontario, 189 p. PhD Thesis.
- Graham, M. 1943. The fish gate. Faber and Faber Ltd., London.
- Groot, S.J. de. 1971. On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behavior in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). Netherland J. Sea Res. 5(2):121-196.
- Gulland, J.A. 1965. Estimation of mortality rates. Annex to Rep. Arctic. Fish. Working Group. I.C.E.S. C.M. 1965 (3). 9 p.
- Gulland, J.A. 1982. Fish stock assessment: a manual of basic methods. FAO/Wiley Series On Food and Agriculture Vol. 1. 223 p.
- Hannon, B. et C. Joiris. 1989. A seasonal analysis of the southern North Sea ecosystem. Ecology 70(6):1916-1934.
- Hannon, B., 1973. The structure of ecosystems. J. Theor. Biol. 41:535-546.
- Helgason, T. et H. Gislason. 1979. VPA-analysis with species interactions due to predation. I.C.E.S. C.M. 1979/G:52. (Mimeo).
- Hobson, E.S., W.N. McFarland et J.R. Chess. 1981. Crepuscular and nocturnal activities of Californian nearshore fishes, with consideration of their scotopic visual pigments and the photic environment. U.S. Fish. Bull. 79(1):1-30.
- Hulme, H.R., R.J.H. Beverton et S.J. Holt. 1947. Population studies in fisheries biology. Nature 159:714-715.
- Hynes, H.B.N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. J. Anim. Ecol. 19:36-58.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analyses: a review of methods and their applications. J. Fish Biol. 17:411-429.
- Ivlev, V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes (Traduit par D. Scott). Yale University Press, New Haven. 302 p.
- Jacobs, J., 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev electivity index. Oecologia 14:413-417.
- Jarre, A., M.L. Palomares, M.L. Soriano, V.C. Sambily, Jr. et D. Pauly. 1991. Some new analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fish. ICES Mar. Sci. Symp. 193:99-108.
- Jarre, A., M.L. Palomares, M.L. Soriano, V.C. Sambily Jr. et D. Pauly. 1991b. Some new analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fish. ICES mar. Sci. Symp. 193:99-108.
- Jarre, A., P. Muck et D. Pauly. 1991a. Two approaches for modelling fish stock interactions in the Peruvian upwelling ecosystem. ICES Mar. Sci. Symp. 193:178-184.
- ✓ Jones, R. 1982. Ecosystems, food chains and fish yields, p. 195-239. In D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) Theory and management of tropical fisheries. ICLARM Conf. Proc. 9, 360 p.
- ✓ Larkin, P.A. 1966. Exploitation in a type of predator-prey relationship. J. Fish. Res. Board Can. 23(3):349-356.
- ✓ Larkin, P.A. et W. Gazey. 1982. Application of ecological simulation models to management of tropical multispecies fisheries, p. 123-140. In D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) Theory and management of tropical fisheries. ICLARM Conf. Proc. 9.
- Laurec, A. et J.-C. Le Guen. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome I. Concepts et modèles. Rapports scientifiques et techniques No. 45, Centre national pour l'exploitation des océans, Brest. 118 p.
- LeCren E.D. et R.H. McConnell. 1980. The functioning of freshwater ecosystems. International Biological Programme 22, Cambridge University Press, London U.K. 588 p.
- Leontief, W.W. 1951. The structure of the U.S. economy, 2nd ed. Oxford University Press, New York.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23:399-418.
- Loehle, C. 1987. Errors of construction, evaluation, and inference: a classification of sources of error in ecological models. Ecol. Modelling 36:297-314.
- Lotka, A.J. 1925. Elements of mathematical biology. Dover Publications, New York.
- MacDonald, J.S. et P.H. Green. 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diet. Can J. Fish. Aquat. Sci. 40:635-637.

- Mackay, A. 1981. The generalized inverse. *Practical Computing*, September 1981:108-110.
- NO → Majkowski, J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management, p. 149-165. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) *Theory and management of tropical fisheries. ICLARM Conf. Proc. 9*, 360 p. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines et Division of Fisheries Research, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Cronulla, Australie.
- Mann, K.H. 1978. Estimating the food consumption of fish in nature, p. 250-273. *In* S.D. Gerking (éd.) *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- May, R.M., J.R. Beddington, C.W. Clark, S.J. Holt et R.M. Laws. 1979. Management of multispecies fisheries. *Science* 205 (4403):267-277.
- Merona B., T. Hecht et J. Moreau. 1988. Croissance des poissons d'eau douce africains, p. 191-220. *In* Lévêque C., M. N. Bruton et G. W. Ssentongo (Eds). *Biologie et écologie des poissons d'eau douce d'Afrique. Travaux et Documents de l'ORSTOM. 216*. Publ. ORSTOM, Paris.
- Mesnil, B. 1980. Théorie et pratique de l'analyse des cohortes. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 44(2):119-155.
- Moreau J. 1987. Mathematical expression of growth in fishes, recent trends and further developments, p. 81-114. *In* Summerfelt R.C. et G. E. Hall (Eds). *Age and growth of fishes*. Iowa University Press, Ames, Iowa.
- Moreau J., W. Ligtoet et M. L. Palomares. 1990. Trophic relationships in fish community of Lake Victoria, with emphasis on the impact of Nile Perch (*Lates niloticus*). ICES Poster Session, CM 1990/L: 59 Sess. Q.
- Moreau J., W. Ligtoet et M.L. Palomares. 1992. Trophic relationships in the fish community of Lake Victoria, with emphasis on the impact of Nile perch (*Lates niloticus*). *In* V. Christensen et D. Pauly (éds) *Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26*. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM) Copenhague, Danemark, et Agence danoise pour le développement international (DANIDA), Copenhague, Danemark (sous presse).
- Moreau, J. 1980. Influence des divers paramètres sur l'estimation du rendement par recrue: application aux pêches continentales. *Cybiurn*, 3e série 8:67-75.
- Moreau, J. et B. Nyakageni. 1988. Relations trophiques dans la zone pélagique du lac Tanganyika (secteur Burundi). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 21(3):167-174.
- Murphy, G.I. 1965. A solution of the catch equation. *J. Fish. Res. Board Can.* 22(1):191-202.
- Nauen, C. 1984. The artisanal fishery in Schlei-Fjord, eastern Schleswig-Holstein, Federal Republic of Germany. *Etud. Rev. Conseil Général des Pêches pour la Méditerranée* (61). Vol. 1:403-427.
- Nee, S. 1990. Community construction. *Trends Ecol. Evol.* 5(10):337-339.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 104:262-270.
- Odum, E.P. 1971. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia. 574 p.
- Odum, H.T. 1988. Self-organization, transformity and information. *Science (Wash.)* 242:1132-1139.
- Odum, W.E. et E.J. Heald. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, p. 265-286. *In* L.E. Cronin (éd.) *Estuarine research. Vol. 1*. Academic Press, New York.
- Okach J.O. et S. Dadzie. 1988. The food, feeding habits and distribution of a siluroid catfish, *Bagrus dogmac* (Forsskål), in the Kenyan sector of Lake Victoria. *J. Fish Biol.* 32:85-94.
- Opitz S. 1991. Quantitative models of trophic interaction in Caribbean coral reefs. Université de Kiel, Allemagne. 470 p. Thèse de Doctorat.
- Palomares, M.L.D. et D. Pauly. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 40:259-273.
- Palomares, M.L. 1991. La consommation de nourriture chez les poissons: étude comparative, mise au point d'un modèle prédictif et application à l'étude des réseaux trophiques. Institut National Polytechnique de Toulouse, France. Thèse de Doctorat. 211 p.
- Palomares, M.L., J. Moreau, P. Reyes-Marchant, R. Froese et D. Pauly. 1992. FISHBASE: une base de données sur les poissons. *Fishbyte* 9(2):58-61.
- Palomares, M.L., K. Horton et J. Moreau. 1992. An ECOPATH model of the Lake Chad system. *In* V. Christensen et D. Pauly (éds) *Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26*. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM) Copenhague, Danemark, et Agence danoise pour le développement international (DANIDA), Copenhague, Danemark (sous presse).
- Parsons, T.R. et R.J. LeBrasseur. 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain, p. 325-343. *In* J.H. Steele (éd.) *Marine food chains*. Oliver and Boyd, Edinbourg.

- Pauly, D. et P. Sparre. 1991. A note on the development of a new software package, the FAO-ICLARM stock assessment tools (FISAT). *Fishbyte* 9(1):47-69.
- Pauly, D. 1978. A preliminary compilation of fish length growth parameters. *Berichte des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel* No. 55, 200 p.
- Pauly, D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks: a review with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Stud. and Rev.* 1, 35 p. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM* 39(3):175-192.
- Pauly, D. 1982a. Studying single-species dynamics in a multispecies context, p. 33-70. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM Conf. Proc. 9, 360 p.
- Pauly, D. 1982b. Notes on tropical multispecies fisheries, with a short bibliography on the food and feeding habits of tropical fish, p. 30-35 et 92-98. *In* Report of the Regional Training Course on Fisheries Stock Assessment, Samutprakarn, Thailand, 1 September-9 October 1981, Part II, Vol. 1. SCS/GEN/82/41, 238 p. South China Sea Fisheries Development and Coordinating Programme, Manila.
- Pauly, D. 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.* 234, 52 p.
- Pauly, D. 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Stud. and Rev.* 8. 325 p. (+ Errata sheet).
- Pauly, D. 1986. A simple method for estimating the food consumption of fish populations from growth data of food conversion experiments. *U.S. Fish. Bull.* 84(4):827-840.
- Pauly, D. 1989a. A simple index of metabolic level in fishes. *Fishbyte* 7(1):22.
- Pauly, D. 1989b. Food consumption by tropical and temperate marine fishes: some generalizations. *J. Fish Biol.* 35 (Suppl. A):11-20.
- Pauly, D. 1990. Length-converted catch curves and the seasonal growth of fishes. *Fishbyte* 8(3):33-38.
- Pauly, D. et C.P. Mathews. 1986. Kuwait's finfish catch three times more than its trawlers. *Naga, ICLARM Q.* 9(1):11-12.
- Pauly, D. et I. Tsukayama. (Editors. 1987). *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM Stud. and Rev. 15, 351 p. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), Callao, Peru; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Eschborn, Fed. Rep. of Germany and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.
- Pauly, D. et R. Froese. 1991. Le Projet FISHBASE... ou comment de l'information dispersée sur le poissons peut être rassemblée et rendue utilisable pour la recherche et le développement. *Bulletin, CE Cooperation Pêche*. VIII/92/148. Fiche d'information, Décembre 1991. 6 p.
- Pauly, D. et V. Christensen. 1992. Stratified models of large marine ecosystems: a general approach, and an application to the South China Sea. *In* K. Sherman, L.M. Alexander et B.D. Gold (éds.) *Stress, mitigation and sustainability of large marine ecosystems*. Am. Assoc. Advan. Sci., Wash., DC. (sous presse).
- Pauly, D., A. Jarre, S. Luna, V. Sambilay, B. Rojas de Mendiola et A. Alamo. 1989. On the quantity and types of food ingested by Peruvian anchoveta, 1953-1982, p. 109-124. *In* D. Pauly, P. Muck, J. Mendo et I. Tsukayama (éds.). *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*. ICLARM Conf. Proc. 18, 438 p.
- a) Pauly, D., M. Soriano et M.L. Palomares. 1992. On improving the construction, parametrization and interpretation of steady-state multispecies models. *In* V. Christensen et D. Pauly (éds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines; Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM), Copenhague, Danemark; et Agence danoise pour le développement international (DANIDA). (sous presse).
- Pauly, D., V. Christensen et V.C. Sambilay Jr. 1990. Some features of fish food consumption estimates used by ecosystem modellers. *ICES C.M.* 1990/G:17, 8 p.
- Platt, T. et R.E. Ulanowicz, Editors. 1985. *Ecosystem theory for biological oceanography*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 213, 260 p.

---

a) Cette contribution présentée en janvier 1987 lors d'un atelier organisé au Koweït était sur le point d'être publiée (dans le *Kuwait Bill. Mar. Sci.*) lorsque l'Iraq a envahi le Koweït en août 1990.



- Platt, T., K.H. Mann et R.E. Ulanowicz. 1981. Mathematical models in biological oceanography. Presses de l'Unesco, France.
- Polovina, J.J. 1984a. Model of a coral reef ecosystems I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3(1):1-11.
- NO X Polovina, J.J. 1984b. An overview of the ECOPATH model. *Fishbyte* 2(2):5-7.
- NO X Polovina, J.J. 1985. An approach to estimating an ecosystem box model. *U.S. Fish Bull.* 83(3): 457-460.
- Polovina, J.J. et G.G. Marten. 1982. A comparative study of fish yields from various tropical ecosystems, p. 255-286. *In* D. Pauly et G.I. Murphy (éds.) *Theory and management of tropical fisheries*. ICLARM Conf. Proc. 9, 360 p. Centre international de gestion des ressources aquatiques vivantes (ICLARM), Manille, Philippines et Division of Fisheries Research, Commonwealth Scientific et Industrial Research Organization, Cronulla, Australie.
- Polovina, J.J. et M.D. Ow. 1983. ECOPATH: a user's manual and program listings. *Nat. Mar. Fish. Serv., NOAA, Honolulu Admin. Rep. H-83-23*, 46 p.
- Postel, E. 1976. La théorie des pêches: dynamique des populations exploitées, p. 116-157. *In* P. Bougis (éd.) *Océanographie biologique appliquée: l'exploitation de la vie marine*. Massou, Paris.
- Qasim, S.Z. 1972. The dynamics of food and feeding habits of some marine fishes. *Indian J. Fish.* 19(1/2):11-28.
- Regier, H.A., J.A. Holmes et D. Pauly. 1990. Influence of temperature changes on aquatic ecosystems: An interpretation of empirical data. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119:374-389.
- Revéret, J.P. 1991. La pratique des pêches: comment gérer une ressource renouvelable. Editions de l'Harmattan, Paris. 198 p.
- Ricker, W.E. 1968. Food from the sea, p. 87-108. *In* Committee on Resources and Man (éd.) *Resources and man. A study and recommendations*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191, 382 p.
- Ruddle, K. et V. Christensen. 1990. A quantitative energy flow model of the mulberry dike-carp pond integrated farming system of the Zhujiang Delta, Guangdong Province, China. *ICES C.M.* 1990/L:35, 6 p.
- Russel, E.S. 1931. Some theoretical considerations on the overfishing problem. *J. Cons. CIEM* 6(1):3-20.
- Smith, T.D. 1988. Stock assessment methods: the first fifty years, p. 1-33. *In* J.A. Gulland (éd.) *Fish population dynamics* (2nd ed). John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Sorokin, Y. 1979. On methodology of lake ecosystem studies. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 13:225-233.
- Sparre, P. 1987. Computer programs for fish stock assessment. *FAO Fish. Tech. Pap.* 101, Suppl. 2, 218 p. FAO, Rome, Italie.
- Sparre, P., E. Ursin et S.C. Venema. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part I - Manual. *FAO Fish. Tech. Pap.* 306/1, 337 p. FAO, Rome, Italie.
- Ulanowicz, R.E. 1986. Growth and development: ecosystems phenomenology. Springer-Verlag, New York. 203 p.
- Ulanowicz, R.E. 1989. A generic simulation model for treating incomplete sets of data, p. 82-89. *In* F. Wulff, J.G. Field et K.H. Mann (éds.) *Network analysis in marine ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Ulanowicz, R.E. Ecosystem trophic foundations: Lindeman Exonerata. *In* B.C. Patten et S.E. Jrgensen (éds.) *Complex ecology*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. (sous presse).
- Ulanowicz, R.E. et C.J. Puccia. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses* 5:7-16.
- Ulanowicz, R.E. et J.S. Norden. 1990. Symmetrical overhead in flow and networks. *Int. J. Systems Sci.* 21(2):429-437.
- Vezina, A.F. et T. Platt. 1988. Food web dynamics in the ocean. I.-Best-estimates of flow networks. *Mar. Ecol. (Prog. Ser.)* 42:269-287.
- Volterra, V. 1926. Variations and fluctuations of individuals of animals living together, p. 409-448. *In* R.N. Chapman (éd.) *Animal ecology*. MacGraw-Hill, New York.
- Walsh, J.J. 1981. A carbon budget for overfishing of fish populations. *Nature* 290:300-304.
- Went, A.E.J. 1972. Seventy years agrowing: a history of the International Council for the Exploration of the Sea. *Rapp. P.-v. Réun. CIEM* 165, 252 p.
- Winberg, G.G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Transl. Fish. Res. Board Can.* 253.
- Wulff, F. et R.E. Ulanowicz, 1989. A comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystems, p. 232-256. *In* F. Wulff, J.G. Field et K.H. Mann (éds.) *Network analysis in marine ecology - methods and applications*. Coastal and Estuarine Studies. Vol. 32. Springer-Verlag, New York.
- ✓ Yap, S.Y. 1983. A holistic ecosystem approach to investigating tropical multispecies reservoir fisheries. *ICLARM News.* 6(2):10-11.

## PUBLICATIONS DE L'ICLARM PARUES EN LANGUE FRANÇAISE

- **Ressources génétiques en tilapias pour l'aquaculture**. R.S.V. Pullin (éd). 1988. ICLARM Conference Proceedings 16, 129 p. Traduction: C. Lhomme-Binudin. 1989. US\$4,65 surface, \$7,40 par avion.
- **Recherche et formation pour le développement des systèmes de production intégrée agriculture-élevage-pisciculture en zone tropicale**. P. Edwards, R.S.V. Pullin et J.A. Gartner. 1988. Traduction et adaptation: C. Lhomme-Binudin. 1991. ICLARM Studies and Reviews 16, 71 p. US\$5,50 surface, \$8,50 par avion.
- **Guide du logiciel ECOPATH II (Version 2.1)**. V. Christensen et D. Pauly. 1992. ICLARM Software 6, 120 p. Traduction: J. Moreau. 1992. Distribuée avec une disquette 5-1/4" MS-DOS pour US\$20 (par avion). Ce logiciel est offert gratuitement à toute personne collaborant au projet ICLARM/DANIDA « Comparaison globale des écosystèmes aquatiques ». Contactez Villy Christensen pour de plus amples informations.

### POUR COMMANDER

Adressez votre commande et votre paiement en US\$ (à l'ordre de l'ICLARM) par mandat international, chèque de banque ou coupons UNESCO à l'éditeur: ICLARM, MC P ©, Box 2631, Makati 0718, Metro Manila, Philippines. Nous acceptons les chèques libellés en US\$ uniquement si la banque d'émission est domiciliée aux Etats-Unis, en raison des frais importants que les autres banques imposent. Pour le continent africain, les coupons UNESCO peuvent être obtenus dans les pays suivants: Burkina Faso, Cameroun, Gabon, Ghana, Guinée, Madagascar, Mali, Nigéria, République centrafricaine, Soudan, Zaïre et Zambie.

L'envoi par avion est vivement recommandé en raison des longs délais pouvant parfois atteindre jusqu'à six mois et des pertes occasionnelles pouvant se produire par voie de surface.

### ICLARM SOFTWARE PROJECT

Lancé en 1987, le « ICLARM Software Project » débuta par la diffusion de logiciels pour calculatrices et micro-ordinateurs, accompagnés de leur documentation.

A l'heure actuelle, les produits que l'ICLARM diffuse sont des logiciels dont certains, développés par le centre-même, peuvent tomber dans le domaine public tandis que d'autres, mis au point par des auteurs extérieurs sont confiés à l'ICLARM pour qu'il les distribue dans le monde entier. Ces logiciels traitent la dynamique des populations de poissons, l'économie des pêches et de l'aquaculture, la génétique des poissons et d'autres domaines d'intérêt.

Tous les logiciels sont distribués au prix de revient qui ne couvre que le matériel, l'envoi et les coûts annexes de gestion. Les produits avec Copyright ne sont pas distribués. Tout nouveau programme fait l'objet d'une annonce dans Naga, la revue trimestrielle de l'ICLARM et dans ses divers catalogues et brochures. Les auteurs et collaborateurs potentiels intéressés par ce projet sont invités à contacter l'ICLARM, MC P ©, Box 2631, Makati 0718, Metro Manila, Philippines.